LE BOTANISTE

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

CHARGÉ DE COURS DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

ONZIÈME SÉRIE

Mai 1910

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — **18** francs pour l'Etranger

Prix de ce volume : 25 francs

1° P.-A. DANGEARD : Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs, avec 33 planches.

2° TOURNEUX : Recherches sur la structure des plantules chez les Viciées, avec 4 planches.

DIRECTION : **12, rue Cuvier, PARIS**

PARIS
J.-B. BAILLIÈRE
Rue Hautefeuille, 19

LONDRES
DULAU & C°
Soho Square, 37

BERLIN
FRIEDLANDER & SOHN
N. W. Carlstrasse, 11

ÉTUDES

SUR LE

Développement et la Structure

DES ORGANISMES INFÉRIEURS

PAR

P.-A. DANGEARD

INTRODUCTION

Au cours de ce travail sur le développement des organismes inférieurs, nous avons toujours accordé une attention spéciale à l'étude de l'élément nucléaire.

Le noyau a une existence si générale, les fonctions qui lui sont attribuées ont une telle importance qu'on ne saurait trop préciser ses diverses manières d'être et les modifications qu'il est susceptible de présenter.

La plupart des théories actuelles relatives à la sexualité, à l'hérédité, à l'hybridation, etc., reposent sur l'action directe ou indirecte de l'élément nucléaire.

C'est à la suite de la découverte d'une fusion nucléaire dans la baside et dans l'asque (1) des champignons supérieurs que s'est produit dans presque tous les pays ce mouvement de recherches sur l'histologie des mycètes qui va s'accentuant tous les jours, et dont les zoologistes emprun-

(1) Consulter les nombreux mémoires publiés dans *le Botaniste*.

tent maintenant les conclusions, lorsqu'ils veulent interpréter la reproduction des Amibes et des Flagellés (1).

C'est à la suite d'une étude du noyau chez les Chlamydomonadinées, dans laquelle nous avions constaté que le nombre des chromosomes est le même dans les cellules végétatives et dans les gamètes, que nous avons substitué à la théorie de Van Beneden, adoptée par tous les zoologistes, une autre théorie qui rend mieux compte de l'origine de la sexualité et de son importance dans le développement des êtres (2).

C'est encore par des recherches analogues poursuivies dans tout le groupe des Eugléniens que nous avons réussi à montrer la valeur du noyau en systématique et entrevu la possibilité d'établir plus exactement la phylogénie des êtres primitifs en utilisant ce caractère (3).

Il n'est donc pas étonnant que nous ayons saisi toutes les occasions d'étendre nos connaissances sur le noyau des organismes inférieurs, puisque les découvertes faites dans ce domaine ont leur répercussion immédiate sur la façon d'envisager et de comprendre les phénomènes de la vie les plus importants soit chez les animaux, soit chez les végétaux. Depuis plusieurs années, nous accumulons les observations ; nous aurions pu les publier au fur et à mesure en des mémoires analogues à ceux qui remplissent les périodiques français et étrangers : nous serons probablement obligé d'agir de la sorte à l'avenir, en ce qui concerne ce genre de travaux.

En effet, la Protistologie a maintenant de nombreux adeptes : on se livre avec une ardeur inconnue jusqu'ici à

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. für Protistenk., Bd. XIV, Heft 2, 1909, p. 264).

(2) P.-A. Dangeard : *L'Evolution de la sexualité générale* (la Revue des Idées, 15 janvier 1907).

(3) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (le Botaniste, 8e série, 1902).

l'étude des organismes inférieurs ; telle découverte est faite dans plusieurs laboratoires à la fois, et celui qui s'attarde trop à publier les résultats qu'il obtient, risque fort de perdre tout le bénéfice de ses efforts et de son travail.

En ce qui nous concerne, et bien que nous ayons par des notes préliminaires fixé les points les plus importants de ces recherches, le moment était venu de les exposer sans plus tarder dans leur ensemble avec les conclusions générales qui en découlent.

Ce mémoire n'est autre chose qu'une réunion de petites monographies qui ont été faites au jour le jour pendant plusieurs années, au hasard des rencontres heureuses, mais toujours avec le souci très grand de la vérité. L'étendue du sujet, l'abondance des observations et des faits augmentent comme toujours les chances d'erreur : nous avons l'espoir que le nombre de ces erreurs ne dépasse pas un minimum inévitable.

L'ouvrage comprend cinq parties.

La première partie est consacrée à l'étude des Amibes, qui sont ainsi considérées comme une sorte de centre d'évolution.

La seconde partie donne la description de nombreux Rhizopodes.

La troisième partie traite au même point de vue des Flagellés, et en particulier des Monadinées.

La quatrième partie renferme une étude de quelques groupes d'Algues inférieures, dans leurs relations avec les Flagellés.

La cinquième partie résume les principaux résultats du travail.

PREMIÈRE PARTIE

LES AMIBES

Un certain nombre d'organismes occupant une position variable dans la systématique ont un stade amibe : il suffit de citer les Myxomycètes, les Acrasiées, les Labyrinthulées, etc. ; mais il faut bien se garder de confondre ces états amiboïdes avec les espèces nombreuses appartenant au genre *Amœba*.

Non pas que ce genre soit lui-même exactement délimité, car son extension est comprise de façon très différente selon les auteurs. Les uns l'ont morcelé en nombreux genres nouveaux, *Protamœba, Gloidium, Gringa, Hyalodiscus, Dactylosphæra*, etc., en s'appuyant soit sur la forme et la disposition des pseudopodes, caractère de faible valeur, même parfois au point de vue purement spécifique, soit sur l'absence d'un noyau, ce qui est encore plus contestable. En effet, à l'heure actuelle, on ne se hasarde plus à signaler l'absence d'un noyau, à l'intérieur d'une Amibe, car on ne réussirait qu'à jeter le discrédit sur la méthode d'observation employée : pour tout dire, personne ne croit plus aux fameuses Monères d'Haeckel : s'il est encore des naturalistes qui les abandonnent avec peine, c'est qu'elles ont servi à leurs conceptions philosophiques sur l'évolution de la matière pour combler le fossé qui sépare le monde inanimé de celui qui possède la vie. « Ce qui est vrai, avons-nous écrit ailleurs (1), c'est que nous n'avons aucune idée de cette transition si elle existe réellement, et qu'il y a incomparablement plus de distance entre la matière inanimée et l'Amibe qu'entre l'Amibe et l'homme par exemple. »

(1) P.-A. Dangeard : *L'Evolution de la sexualité générale* (Revue des Idées, 15 janvier 1907, p. 6 du tiré à part).

Un certain nombre d'auteurs — parmi lesquels nous nous rangeons — conservent au moins provisoirement au genre *Amœba* sa plus grande extension. Ils y font rentrer toutes les espèces ayant un protoplasme dépourvu de membrane pendant la période végétative, se déplaçant au moyen de pseudopodes, se nourrissant en général au moyen d'aliments ingérés à l'intérieur de vacuoles nutritives, se multipliant par bipartition ; un simple enkystement, accompagné ou non de fusions nucléaires, termine le développement.

Quel est le caractère qui devra servir plus tard à constituer des groupes de valeur générique ? Est-ce la forme et la structure des kystes ? S'adressera-t-on à nouveau à l'aspect et à la disposition des pseudopodes ? Choisira-t-on le mode de division nucléaire ? S'il ne s'agissait que d'établir la véritable parenté des espèces, ce dernier caractère serait évidemment bien supérieur aux autres ; mais il est d'emploi trop difficile pour les besoins de la systématique usuelle : il ne pourra servir que pour l'ébauche de la véritable classification naturelle qui restera longtemps différente de notre classification ordinaire.

Loin de pouvoir actuellement démembrer le genre *Amœba* avec quelque chance de succès, nous sommes même incapables le plus souvent de caractériser les espèces les plus vulgaires.

Voyons, en effet, comment s'exprime à ce sujet Penard, qui fait autorité en la matière (1).

« Pour les Amibes, presque tout est encore à faire : quelques rares espèces seulement sont réellement déterminables d'après les travaux existants, non qu'elles ne présentent pas d'autonomie véritable au même titre que les autres Rhizopodes, mais parce que presque toutes les descriptions sont incomplètes et basées sur des caractères souvent incertains, parfois même sans réalité. »

(1) Penard : *Les Rhizopodes d'eau douce du bassin du Léman*, Genève, p. 10.

Rien n'est plus difficile, en effet, que de déterminer une Amibe. Les travaux de Claparède et Lachmann, l'ouvrage de Dujardin, celui du Butschli, ne peuvent être de quelque utilité que pour un nombre restreint d'espèces. Maggi a donné, il est vrai, un intéressant résumé s'appliquant aux espèces étudiées jusqu'en 1876 (1) ; le nombre de celles-ci, qui s'élevait approximativement à 44, est réduit à 28. Il faut arriver cependant aux recherches de Grüber pour constater un progrès sensible dans la classification des Amibes (2). Ce savant a montré que dans la détermination des espèces, il fallait tenir compte de la *grosseur relative du corps*, de la *consistance du protoplasma*, de la *forme des pseudopodes*, des *inclusions diverses, granules, cristaux, vacuoles*, etc., et aussi du *nombre*, de la *grosseur* et de la *structure des noyaux* : Grüber a réussi de la sorte à mieux caractériser certaines espèces connues, et il a pu en créer de nouvelles.

Mais les divers caractères invoqués par Grüber sont encore insuffisants : il faut aller plus loin, et les monographies de l'avenir auront à tenir compte de l'ensemble du développement, de la nature des kystes, de l'existence ou de l'absence de phénomènes de gamie, des réactions de chaque espèce vis-à-vis des milieux, des propriétés biologiques, et surtout du mode de division des noyaux.

Examinons ce qui a été fait récemment dans chacune de ces directions.

A

Au point de vue développement, de grosses erreurs s'étaient produites à diverses reprises, à propos de plusieurs espèces d'Amibes et de Rhizopodes : les uns, comme Carter,

(1) Maggi : *Studi anatomo-fisiologici intorno alle Amibe* (Atti della Soc. ital. di scienze naturali, vol. XIX, 1876).

(2) Grüber : *Studien über Amöben* (Zeit. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1885, p. 186).

avaient cru voir une reproduction par ovules et par spermatozoïdes ; les autres, comme Greef, avaient pensé que le noyau était susceptible de fournir en se divisant de jeunes individus.

Nous avons montré en 1895 que ces fausses interprétations étaient dues à la présence d'un parasite qui vit à l'intérieur du noyau des Amibes et y forme ses germes : nous avons désigné ce parasite sous le nom de *Nucleophaga amœbæ* (1).

Nous donnions en même temps dans ce mémoire le principe d'une nouvelle méthode, — celle de la *nucléophagie*, — permettant d'étudier les fonctions du protoplasma de la cellule en l'absence du noyau.

Dans le cas considéré, cette méthode avait sur la mérotomie un avantage manifeste.

Les Amibes énucléées par mérotomie sont, en effet, incapables d'ingérer des particules solides : il est impossible, par suite, d'y étudier les réactions intraprotoplasmiques de la digestion (Bruno Hofer, Le Dantec) : le protoplasma se roule en boule, cesse d'émettre des pseudopodes et devient flottant.

Nous montrions dans ce mémoire que les Amibes énucléées par un parasite continuent au contraire à ingérer normalement les aliments, des Euglènes par exemple ; il sera possible d'y étudier la digestion ; le protoplasma continue longtemps à former des pseudopodes.

Nous faisions prévoir en même temps que la connaissance des Nucléophages pourrait guider dans l'étude des maladies, et en particulier des tumeurs et des carcinomes.

Grüber a rencontré depuis cette époque une seconde espèce de Nucléophage qui vit à l'intérieur des noyaux de l'*Amœba viridis*.

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (le Botaniste, série IV).

L'espèce semble très différente de la nôtre et devra probablement être considérée comme nouvelle lorsqu'elle sera mieux connue : « Die Krankheit tritt rasch auf, und man erkennt sie zuerst daran, dass der Kern hypertrophisch wird, der Kernkorper verschwindet und unregelmassige Ballen dann das Kerninnere erfullen. Wenn dann später der Kern das Vielfache seines normalen Umfangs erreicht hat, sicht man ihn dicht gefüllt mit kleinen Kornchen oder Kugelchen. Bei Druck und wenn man den Kern zum Platzen bringt, strömen die Pilze heraus, wie kleine regelmassige Kreuzchen erscheinend. Es sind Gruppen von sechs Kornern, wie man bei starkerer Vergrosserung leicht erkennen kann (1). »

Grüber confirme nos résultats en ce qui concerne l'emploi de la méthode de nucléophagie dans l'étude des fonctions du noyau et du protoplasma :

« Dangeard sagt sehr richtig, dass man durch die Einwirkung der Kernparasiten ein Mittel an der Hande habe, um Einzellige in kernlosen Zustande zu beobachten, was man bisher nur durch operatives Eingreifen gekonnt hat (2). »

Penard a retrouvé les Nucléophages parasites dans l'*Amœba terricola*. « Dans deux de mes récoltes, dit-il, j'ai trouvé un certain nombre d'*Amœba terricola* attaquées par le parasite de Dangeard, selon toute apparence la *Nucleophaga amœbæa*, mais qu'en même temps je crois pouvoir considérer comme identique au parasite de Grüber, et bien que mes observations ne soient dans leur généralité qu'une confirmation des faits annoncés par ces deux auteurs, je décrirai rapidement les phénomènes dont j'ai pu être témoin (3). »

(1) Grüber : *Ueber Amœba viridis* (Abdruck aus den Zool. Jarhrbüchern, suppl. VII, 1904, p. 73, pl. VIII).

(2) Grüber : *Loc. cit.*, p. 73.

(3) Penard : *Observations sur les Amibes à pellicule* (Archiv. f. Prot., Bd. VI, p. 196).

Nous sommes loin de partager l'opinion de Penard sur l'identité des diverses formes de Nucléophages déjà connues ; nous sommes au contraire persuadé que parmi ces Nucléophages des Amibes on trouvera plusieurs espèces et peut-être aussi plusieurs genres.

Doflein a signalé également la présence de *Nucleophaga amœbæ* dans le noyau de l'*Amœba vespertilio* (1).

La présence de Nucléophages a encore été signalée par Elpatiewsky (2) dans les noyaux d'*Arcella vulgaris* et par Mercier dans les formes uninucléées d'*Amœba blattæ* (3).

Penard et Doflein n'ont pu que constater l'exactitude des faits décrits par nous lorsque nous avons établi les caractères de ces intéressants parasites ; mais ils nous font grief — et la chose étonne — d'avoir émis l'idée que l'étude de ces organismes, dont l'habitat est si particulier, pourrait servir à mieux faire connaître certaines maladies, et en particulier les tumeurs.

Ils oublient que si, actuellement, on semble disposé à chercher l'agent des tumeurs parmi les Bactériacées, il n'en est pas moins vrai que des travaux récents ont montré par ailleurs l'importance des parasites nucléaires dans diverses maladies. Nous avions donc raison, il y a une quinzaine d'années, d'engager les chercheurs à entreprendre des études comparatives dans cette voie, et c'est avec un véritable plaisir que nous voyons de jeunes savants français aborder avec succès ces sujets difficiles (4).

Si les recherches sur la structure du noyau des Amibes ont pu amener à la connaissance des Nucléophages, si le pa-

(1) Doflein : *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen* (Arch. f. Prot., Suppl. I, 1907, p. 287).

(2) Elpatiewsky : *Zur Fortpflanz. von Arcella vulgaris* (Arch. f. Prot., Bd. X, 1907).

(3) Mercier : *Un parasite du noyau d'Amœba blattæ* (C. R. Soc. biol. Paris, vol. LXII, p. 1132-1134).

(4) E. Chatton et A. Brodsky : *Le parasitisme d'une Chytridinée du genre Sphœrita* (Arch. f. Protist., 1909).

rasitisme de ces derniers a permis d'éliminer du cycle du développement des Amibes la notion de spermatozoïdes et d'œufs, d'autres travaux des plus remarquables mettaient en évidence chez certaines Amibes des phénomènes de sexualité d'une autre nature.

B

Sous le nom d'autogamie, Hartmann et quelques auteurs désignent des phénomènes sexuels dans lesquels la fécondation s'opère entregamètes frères ou proches parents ; parfois même cette fécondation est réalisée entre noyaux d'une même cellule (1).

On attribue avec raison la première découverte de ces phénomènes chez les Protistes à R. Hertwig, qui les décrivit en 1898 chez l'*Actinosphærium eichhorni* (2).

Mais, en général, on semble ignorer que ce n'est pas l'étude des Protistes qui a fait connaître ce nouveau mode de fécondation, mais bien celle des Champignons supérieurs. Rappelons donc que c'est en février 1893 que nous avons, en collaboration avec Sappin-Trouffy, signalé une fusion de noyaux dans la téleutospore des Urédinées, et que c'est en mai 1894, que le même phénomène fut décrit par nous dans l'asque des Ascomycètes. On trouvera tous les détails relatifs à ce sujet et à la question de la sexualité des Champignons supérieurs qui a tant de points de ressemblance avec celle des Protistes dans notre mémoire : *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (3).

Les Amibes ont fourni dans ces dernières années des cas fort intéressants d'autogamie.

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. f. Protist., Bd. XIV, p. 264, 1909).

(2) R. Hertwig : *Uber Kern teilung, Richt. und Befruchtung von Actinosphærium eichhorni* (Abh. bayr. Akad. Wiss. Munchen, Bd. XIX).

(3) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.* (le Botaniste, série IX-X).

La première description est celle de Schaudinn en 1903 ; elle se rapportait à l'*Entamœba coli* : elle a été reprise et complétée par Hartmann (1).

Le kyste possède d'abord un seul noyau qui se divise bientôt en deux : une grande vacuole se produit dans le protoplasma entre ces noyaux ; ceux-ci donnent naissance à des chromidies, lesquelles dans l'opinion de Schaudinn donnaient naissance à de nouveaux noyaux ; mais Hartmann considère beaucoup plus justement que les anciens noyaux persistent et que les chromidies sont de nature purement somatique. Chacun des deux noyaux se divise une seconde fois : il en résulte deux noyaux de réduction qui entrent en dégénérescence et disparaissent ; les deux autres subissent une dernière division, donnant chacun un noyau mâle et un noyau femelle. La fusion s'opère entre noyaux de sexe différent. Un mode analogue d'autogamie a été décrit par Wenyon chez l'*Entamœba muris* (2).

Un autre mode se rencontre, d'après Hartmann, dans l'*Entamœba tetragena* (3) ; au moment de la fécondation, il se produit une épidémie de conjugaison ; les Amibes deviennent plus petites et des chromidies sortent du noyau et se multiplient abondamment dans le protoplasma ; plus tard, ces chromidies se rassemblent en un ou plusieurs corpuscules compacts qui sont des noyaux somatiques. Le noyau proprement dit du kyste se divise en deux noyaux de gamètes qui se fusionnent directement, *sans réduction préalable* ; le noyau double de copulation, par deux bipartitions successives, fournit un kyste à quatre noyaux.

Nous aurons à faire quelques réserves sur la nature des chromidies, leur origine et l'interprétation qu'on leur donne ;

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 292-293.

(2) Wenyon : *Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice* (Archiv. f. Protist., Supp. 1).

(3) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 281.

mais les phénomènes de fusion nucléaire présentent un grand intérêt.

Nous les retrouvons, avec quelques variantes, dans l'*Amœba albida*, suivant les observations de Nägler (1).

L'Amibe s'enkyste avec un seul noyau : en se divisant, celui-ci donne naissance à un gros noyau somatique qui se porte vers la surface et disparaît ; le second noyau plus petit, qui est un noyau générateur, prend une forme en x. Sans qu'on sache exactement comment la chose se produit, le noyau générateur fournit deux noyaux de gamètes et quatre petits noyaux de réduction. Il y a fusion des deux noyaux sexuels, en un seul noyau qui occupe le centre du kyste.

Plus remarquable est l'*Amœba diploidea*, chez laquelle tous les individus sont munis de deux gros noyaux (2) ; ceux-ci se divisent toujours simultanément, et les figures de division sont parallèles, de sorte qu'après la bipartition, chaque individu possède deux noyaux d'origine différente ; quelquefois les Amibes ont quatre, six ou huit noyaux, lorsque la bipartition du corps n'accompagne pas chaque division nucléaire.

Au moment de la reproduction sexuelle, les Amibes binucléées s'accouplent par deux et s'entourent d'une enveloppe commune ; la fusion s'opère entre les *deux noyaux de chaque cellule copulatrice*. La limite des deux cellules disparaît dans le kyste ; les deux noyaux doubles de fécondation subissent, d'après l'auteur, deux divisions réductionnelles, ce qui donne huit noyaux ; parmi ces noyaux six sont destinés à disparaître ; les deux autres, qui persistent, possèdent la structure normale et se retrouveront dans l'Amibe provenant de la germination du kyste.

L'auteur de ce mémoire si intéressant cherche à établir des comparaisons avec le cycle du développement des Uré-

(1) Nägler : *Entwickl. Studien über Amöben* (Arch. f. Prot., Bd. XV, 1909).

(2) Nägler : *Loc cit.*, p. 31-36.

dinées ; il y a certainement une concordance remarquable en ce qui concerne l'existence, ici d'articles, là d'individus dont les deux noyaux se divisent simultanément, et se transmettent en deux lignées indépendantes : ces deux lignées de noyaux restent ainsi parallèles jusqu'au moment de la fécondation. Chez les Urédinées, cette fécondation entre noyaux de parenté si éloignée se fait dans la téleutospore, alors qu'elle a lieu dans le kyste chez les Amibes.

Mais Nägler, qui cite à ce sujet les travaux de Blackman et Fraser, de Christman, de Lotsy, ignorait sans doute que ces phénomènes ont été vus et décrits pour la première fois en France (1). De plus, des mitoses conjuguées analogues à celles de l'*Amœba diploidea* ont été vues et signalées par nous depuis longtemps chez les Arcelles, le *Trepomonas agilis*, et même avec nombreux noyaux dans les sporanges des Vampyrelles (2).

Nous citerons encore relativement à cette question de l'autogamie chez les Amibes le travail de Dobell (3).

Par ce court exposé, on voit tout l'intérêt qui s'attache à cette question de la sexualité chez les Amibes ; sans aucun doute, les observations manquent de précision en général ; elles renferment évidemment des lacunes et aussi beaucoup d'inexactitudes ; mais telles qu'elles sont, elles marquent un progrès considérable, et elles doivent stimuler le zèle de tous ceux qui s'intéressent à ces grands problèmes de la biologie générale.

(1) Dangeard et Sappin-Trouffy : *Réponse à une note de MM. G. Poirault et Raciborski sur la karyokinèse des Urédinées* (le Botaniste, 1er août 1895). — Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées* (le Botaniste, 5e série).

(2) P.-A. Dangeard : *L'organisation du Trepomonas agilis et Contribution à l'étude des Diplozoaires* (le Botaniste, 9e série, 1er fasc., décembre 1903). — *Id.* : *Etude de la Karyokinèse chez la Vampyrella vorax* (le Botaniste, 7e série, p. 131).

(3) Dobell : *Notes on some parasitic Protists* (Quat. Journ. Micr. sc., V, 52).

Les études dans cette voie sont d'ailleurs grandement facilitées par la possibilité d'obtenir des cultures d'Amibes.

C

La culture des Amibes a réalisé dans ces dernières années des progrès considérables.

Nous n'avons pas l'intention de donner ici l'indication des nombreux milieux nutritifs soit liquides, soit solides, qui ont été proposés : on en trouvera une énumération très complète dans l'ouvrage de Vahlkampf (1).

Nous dirons seulement que les Amibes affectionnent comme nourriture les Bactéries, et que les milieux nutritifs doivent par conséquent être favorables au développement de ces Bactéries. Frosch a même remarqué que certaines Bactéries sont plus que d'autres favorables à la culture des Amibes (2).

En général, c'est l'agar rendu plus ou moins nutritif par de la peptone, de la somatose, de la nutrose, etc., qui forme le fond de ces cultures ; on emploie aussi beaucoup le *Fucus crispus* dans la proportion de 5 p. 100 d'eau.

Les cultures d'Amibes doivent renfermer des Bactéries, puisque celles-ci forment le fond de la nourriture ; mais il y a intérêt à éliminer une foule de Protozoaires qui se développent concurremment et dont la présence risque de fausser les observations.

C'est seulement à ce titre que nous signalerons l'utilité que peut présenter parfois le liquide de Knop.

Nous avons remarqué tout à fait par hasard que certaines Amibes du groupe *A. limax* et *A. guttula* s'étaient

(1) E. Wahlkampf : *Beitr. zur Biol. und Entw. von Amœba limax* (Arch. f. Protist., Bd. V, p. 198-209).

(2) Frosch : *Zur Frage der Reinzuchtung der Amoben* (Centr. f. Backt. u. Parasit., Bd. XXI).

développées en abondance, dans des cuvettes où nous cultivions une algue, le *Chlorella vulgaris*, dans ce liquide de Knop.

Quelques-unes de ces cultures pouvaient être considérées comme pures, car en dehors de l'algue, elles ne renfermaient que ces Amibes et une seule espèce bactérienne. Les Amibes formaient un voile léger à la surface ; l'enkystement se montrait régulièrement au bout d'un certain temps.

Il se produisait là une sorte d'association qui mériterait d'être étudiée en détail. En effet, le liquide de Knop étant dépourvu de carbone organique, ce corps nécessaire à l'Amibe et à la Bactérie, ne pouvait provenir que de la nutrition holophytique de l'algue d'une part et sans doute d'une incorporation directe par la Bactérie d'autre part. Cette dernière se serait comportée à la façon des Nitrobactéries.

Nous n'avons pas eu le loisir jusqu'ici d'approfondir cette question ; nous devons donc nous borner à cette constatation : le liquide de Knop, ensemencé de *Chlorella*, se montre favorable au développement en culture pure d'une Bactériacée associée à une Amibe.

C'est avec de telles cultures que l'on pourra étudier la spécificité des Amibes et le mode de division nucléaire, sans être gêné par la présence d'autres organismes inférieurs.

D

L'étude du mode de division nucléaire nous paraît avoir une importance capitale dans la distinction des nombreuses espèces d'Amibes.

Cette idée se trouvait déjà exprimée dans notre premier travail sur la division du noyau chez l'*Amœba hyalina*, en 1899 (1) ; nous étions frappé par ce fait que, contrairement à ce qui existe ailleurs pour les espèces d'un même genre,

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 49.

on rencontre chez les Amibes des différences très grandes dans la division nucléaire. Nous étions confirmé dans cette vue un peu plus tard par nos recherches sur l'*Amœba Gleichenii* (1), où nous décrivions une téléomitose normale.

Puis est venu le beau mémoire de Wahlkampf sur l'*Amœba limax* (2), où se trouve une très bonne description d'un mode de karyokinèse encore inconnu. A la vérité, nous avions déjà obtenu depuis deux ans, chez cette même Amibe, des résultats analogues ; mais, entraîné par d'autres recherches, nous avions négligé de les publier.

D'autres mémoires sont venus, parmi lesquels il est juste de citer celui de Nägler (3) ; mais bien que l'auteur ait figuré de nombreux stades de division nucléaire, on peut dire qu'il n'a rien ajouté de bien important sur ce chapitre au travail de Wahlkampf.

Une mention spéciale doit être faite au sujet du mémoire de Doflein sur l'*Amœba vespertilio* Pen. (4).

Le noyau de cette espèce se divise par une sorte de mitose qui rappelle d'assez près celle que nous avons décrite autrefois chez l'*Amœba Gleichenii* : il y a formation d'un fuseau avec disparition progressive du nucléole ; on distingue nettement des chromosomes au stade de la plaque équatoriale ; ils se séparent en deux groupes comme dans la téléomitose normale. Ces phénomènes rappellent ceux qui ont été vus par Leyden et Lœwenthal chez l'*Entamœba buccalis* (5).

Disons en passant que l'*Amœba vespertilio* peut se remplir de Zoochlorelles qui vivent ensuite en symbiose, à

(1) P.-A. Dangeard : *La téléomitose chez l'Amœba Gleichenii* (Comptes rendus Acad. Sc., n° 24, t. CXXXV).

(2) E. Wahlkampf : *Loc. cit.*, 1905.

(3) Nägler : *Loc. cit.*

(4) Doflein : *Studien zur Naturg. der Protozoen* (Archiv. f. Protist., Supp. I, 1997, p. 250).

(5) Leyden u. Lowenthal : *Entamœba buccalis* (Charité Annalen, XXIX, p. 1).

l'intérieur du corps, tout comme chez l'*Amœba viridis*.

Dans cette espèce également, le nombre des noyaux atteint 8 dans les kystes, de sorte qu'on est conduit à penser que, lors de la germination du kyste, il y a naissance de huit jeunes Amibes uninucléées (1).

Wenyon a décrit de son côté, dans une Amibe indéterminée, une mitose normale.

Nous allons étudier dans cette première partie un assez grand nombre d'espèces d'Amibes : nous avons accordé une attention particulière au mode de division du noyau. Il est possible dès maintenant de poser les bases de deux groupements : l'un devra se constituer autour du type *Amœba limax* ; le second comprendra les espèces qui possèdent, comme l'*Amœba Gleichenii*, l'*Amœba vespertilio*, etc. une téléomitose normale.

SECTION I

Type de l'Amœba limax.

L'*Amœba limax* se développe en abondance dans la plupart des infusions : nous avons eu l'occasion de la rencontrer bien souvent au cours de nos recherches sur les organismes inférieurs ; plusieurs fois nous avons eu la curiosité de reprendre à nouveau son développement complet, dans l'espoir d'arriver à subdiviser cette espèce-souche en ses principales variétés. Les résultats que nous avons obtenus sont assez encourageants : nous avons noté un certain nombre de différences en ce qui concerne la structure du noyau et son mode de division ; mais nous ignorons encore si ces différences sont spécifiques ou si elles peuvent se montrer sur la même espèce vivant dans des conditions variables. Pour élucider ce point, il faudra, à partir d'une culture

(1) Wenyon : *Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice* (Arch. f. Prot., Suppl. I, p. 177).

pure, établir une série d'ensemencements sur des milieux variés, et dans chaque culture suivre les modifications que pourra présenter la grosseur de l'Amibe, la structure de son noyau et la division nucléaire. Ce travail n'offre à l'heure actuelle aucune difficulté sérieuse : nous avons vu tout à l'heure que les cultures pures d'Amibes avec Bactéries sont faciles à obtenir ; le type de karyokinèse n'est plus à trouver ; les caractères généraux en sont fixés par le travail de Vahlkampf et nos propres recherches ; la technique histologique est celle qu'on emploie pour les autres organismes. On pourrait donc arriver à savoir si l'on doit démembrer, en s'aidant des différences que nous allons signaler, le type de l'*Amœba limax* en véritables espèces, ou s'il faut se borner à voir dans ces différences de simples variations sans importance

Bien que nous penchions pour la première hypothèse, nous nous bornerons à signaler séparément les variétés que nous avons étudiées.

Nous considérerons naturellement comme espèce-type de l'*Amœba limax* celle qui a été décrite avec tant de soin par Vahlkampf ; mais là également nous trouvons d'après ce savant deux aspects différents dans la division nucléaire ; à côté d'une karyokinèse montrant 4 gros chromosomes, on en rencontre une autre dans laquelle les chromosomes restent fusionnés.

Il est très remarquable, d'autre part, que la division nucléaire observée par nous dans l'*Amœba limax* ne correspond pas exactement à celle qui a été décrite par Vahlkampf.

Dans ces conditions, ce qu'il y a de mieux à faire est de rapporter les faits le plus exactement possible, en attendant de nouvelles recherches d'ensemble.

Le nucléole de l'*Amœba limax* est très gros ; il se sépare en deux, lors de la mitose, pour constituer les deux calottes polaires : les chromosomes ont la forme de granulations chromatiques; ils ne sont guère distincts qu'au stade

de la plaque équatoriale. On observe dans ce type de nombreuses variétés ou espèces : la division nucléaire subit elle-même de nombreuses modifications qui la ramènent parfois à l'aspect d'une simple amitose.

Les kystes sont sphériques ; ils sont entourés à maturité d'une membrane brune ou noire sous laquelle il nous a semblé voir parfois une endospore mince incolore ; autour de ces kystes, on observe en général une zone plus ou moins irrégulière, plus ou moins épaisse, et de nature gélatineuse ; cette enveloppe peut manquer. Assez rarement le protoplasma, après avoir formé une première membrane, se contracte et s'entoure d'une seconde, abandonnant dans l'intervalle une substance gélatineuse à stries concentriques.

La paroi du kyste est le plus souvent lisse ; une espèce nous a cependant présenté des kystes dont la membrane présentait des pores, c'est-à-dire des espaces circulaires dépourvus de cutinisation.

On peut ainsi établir deux subdivisions.

A) LA PAROI DU KYSTE EST LISSE.

1° *Amœba limax* v^te^ α

Pl. I, fig. 1-23 et fig. 24-31.

Cette Amibe a d'abord été rencontrée dans de l'eau de rouissage à Ségrie (Sarthe). Le chanvre, dans cette localité, n'est pas toujours conduit à la rivière : on se contente de le placer dans de grandes mares ou « routoirs » : la fermentation s'y établit vite, amenant avec le développement des Bactéries l'apparition d'une foule de Protozoaires.

L'Amibe s'est développée en très grande abondance dans ce milieu.

Ses dimensions sous la forme allongée étaient : long., 40 μ ; largeur 14 μ ; sous la forme arrondie, 20 μ.

Cette forme est la plus grosse que nous ayons rencontrée parmi les variétés de l'*A. limax*.

On connaît le mode de progression habituel : un large pseudopode incolore s'étale à l'avant et l'endoplasme avec ses granulations suit ensuite le mouvement.

La vacuole contractile atteint 4 μ en diamètre : elle se forme par la fusion de trois à cinq petites vacuoles qui apparaissent les unes à côté des autres à l'arrière (Pl. I, fig. 1-3), mais dans le mouvement, la vacuole de fusion peut se trouver reportée en avant du noyau qui occupe généralement une position centrale.

Cette Amibe se nourrit de Bactéries qui se réunissent en sphérules à l'intérieur des vacuoles nourricières, ordinairement assez nombreuses (Pl. I, fig. 7).

Notre attention s'est portée de préférence sur la structure du noyau et son mode de division.

Nos observations ont été faites alors que le mémoire de Vahlkampf n'était pas encore publié ; les deux descriptions présentent des points communs, mais aussi des différences assez grandes, ainsi que nous allons le voir.

Le noyau est sphérique et limité par une membrane nucléaire ; le centre est occupé par un très gros nucléole chromatique ; celui-ci n'est séparé de la membrane que par un intervalle incolore de largeur assez faible. La substance qui remplit cet espace est achromatique ; le nucléole, par contre, se colore avec une grande intensité tout en restant sensiblement homogène (Pl. I, fig. 1).

A la prophase, le diamètre du noyau augmente et son contour devient elliptique ; à ce moment, le nucléole se sépare en deux moitiés qui restent encore réunies un instant par un mince filet (Pl. I, fig. 13). Après la séparation, la substance nucléolaire est disposée en deux calottes hémisphériques entre lesquelles se trouve un intervalle achromatique ordinairement assez étroit (Pl. I, fig. 14).

Nous sommes au stade de la plaque équatoriale : c'est

dans la partie médiane incolore qu'apparaissent de fines granulations chromatiques qui, à notre avis, représentent les chromosomes. Il nous est impossible d'évaluer leur nombre avec quelque certitude ; il y en a une vingtaine ou davantage (Pl. I, fig. 15-16).

L'origine de ces chromosomes est assez obscure : ils naissent, semble-t-il, dans la partie achromatique du noyau ; on les aperçoit avec un aspect un peu fibrillaire alors que le nucléole n'est pas encore complètement séparé en ses deux moitiés ; puis ils se condensent en fines granulations très chromatiques (Pl. I, fig. 23).

On retrouve ensuite ces chromosomes en petits bâtonnets dirigés suivant l'axe du fuseau (Pl. I, fig. 17).

A ce moment, les deux calottes polaires s'éloignent l'une de l'autre et l'ensemble du noyau a la forme d'une navette : la partie médiane du fuseau est un peu plus chromatique qu'auparavant, mais on ne distingue plus de chromosomes (Pl. I, fig. 18).

A la séparation qui a lieu par étirement, les deux calottes polaires ont perdu de leur chromaticité et de leur volume : les chromosomes, qui étaient devenus indistincts au stade précédent (Pl. I, fig. 19), paraissent s'être groupés en deux masses très chromatiques qui se séparent finalement : un peu de substance homogène du fuseau les accompagne (Pl. I, fig. 20-21).

Les deux noyaux-frères se reconstituent (Pl. I, fig. 22), alors que les deux Amibes se séparent : nous ne saurions dire quelle est l'origine exacte du nouveau nucléole.

Vahlkampf a trouvé deux manières d'être différentes dans l'espèce qu'il a étudiée ; sa description correspond à la nôtre jusqu'au stade de la plaque équatoriale. Mais les granulations ou bâtonnets, que nous considérons comme des chromosomes, ne sont pour lui que des protochromosomes ; ceux-ci s'uniraient ordinairement en trois gros chromosomes qui s'allongent suivant l'axe du fuseau et se séparent en-

suite transversalement ; ces chromosomes se réunissent à l'anaphase pour donner un gros nucléole, alors que la calotte polaire disparaît peu à peu. Les choses se passent de la même façon dans le second cas, avec cette différence que les chromosomes ne se différencient pas ; ils sont représentés au stade de la plaque équatoriale par un gros amas chromatique qui se sépare simplement en deux par étirement ; chaque partie donne naissance finalement, comme dans le premier cas, au nouveau nucléole (1).

Tout cela soulève d'assez grosses difficultés d'interprétation, et dans l'ignorance où nous sommes, ne sachant pas s'il s'agit là de différences spécifiques, nous n'entamerons pas une discussion stérile.

Ce qui frappe dans les observations de Vahlkampf et les nôtres, c'est que le nucléole — quel que soit le nom qu'on lui donne — est très gros relativement à la partie chromatique. Il se sépare en deux moitiés qui forment les calottes polaires : la substance de ces formations est destinée à disparaître plus ou moins à l'anaphase.

Par contre, les chromosomes apparaissent dans la partie achromatique : leur volume est d'abord très faible, mais il augmente dans une notable proportion, suivant notre description, dans une proportion beaucoup plus grande (Vahlkampf).

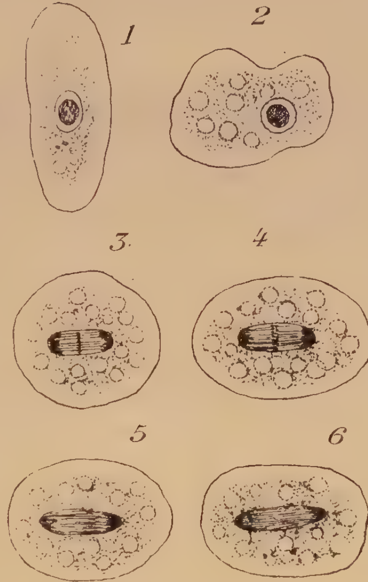
Si les chromosomes sont des éléments permanents du noyau, il est difficile d'expliquer comment les chromosomes forment à l'anaphase un nucléole massif, alors qu'à la prophase suivante ils naissent dans la partie achromatique. On pourrait peut-être supposer que ces granulations viennent du nucléole, mais c'est là une hypothèse toute gratuite.

Nous ne séparons pas de la forme précédente une Amibe de taille un peu plus faible qui s'est développée dans une infusion.

(1) Wahlkampf : *Loc. cit.*, p. 184.

Tous les stades de la division sont analogues aux précédents : le cytoplasme présente une structure alvéolaire très nette, surtout au moment où les deux Amibes vont se séparer (Pl. I, fig. 24-31).

Nous pourrions faire exactement les mêmes remarques au sujet d'une autre Amibe qui s'est montrée en quantité considérable dans du mout de bière (T. I, fig. 1-2) ; nous n'avons jamais vu les granulations ou les petits bâtonnets de la plaque équatoriale s'unir en trois ou quatre gros chromosomes ; nous avons cependant rencontré plusieurs individus au stade de la plaque équatoriale, avec les deux calottes polaires et les granulations chromatiques ou chromosomes situés à l'équateur du fuseau ; nous avons vu également plusieurs stades de l'anaphase, alors que le fuseau s'est allongé et que les chromosomes sont devenus indistincts (T. I, fig. 3-6).



T. I. *Amœba limax.*

Nous signalerons ici une forme d'*Amœba limax* dans laquelle les premiers stades de la division nucléaire se font comme dans le cas normal ; mais les détails de l'anaphase étaient plus nets. Ainsi dans la division représentée pl. I, fig. 36, les deux noyaux sont encore réunis par un long trabécule ; quelques parties chromatiques irrégulières forment une sorte d'anneau autour de la partie centrale colorée en rose ; on retrouve ces mêmes parties chromatiques alors que la trabécule d'union a disparu ; on est fondé à admettre d'après

les stades qui précèdent que ces éléments chromatiques proviennent de la fusion des chromosomes ; c'est cette chromatine qui, s'unissant avec la partie centrale appartenant aux calottes polaires, paraît reconstituer le gros corpuscule désigné sous le nom de nucléole qui occupe le centre du noyau à l'état de repos.

Il est extrêmement difficile, dans ce mode de division, d'établir exactement les relations qui existent entre le nucléole et les chromosomes. Wahlkampf est d'avis que les chromosomes naissent et se développent aux dépens des calottes polaires : « Ich vermute daher, dass die Anlage und das Wachstum der Aquatorialplatte und das Wachstum der chromosomen auf Kosten der Polkörper erfolgt. Für diese Vermutung spricht nachst den genannten Grossenverhältnissen und der schliesslichen Vereinigung von Polkörpern und Tochterplatten auch das Wachstum der Chromosomen an der der Polkörpern zugewandten Enden, wodurch die keulenförmige Gestal zustande kommt (1). »

Pour discuter cette question utilement, il est nécessaire de se reporter à la téléomitose normale telle que nous la décrirons plus loin chez l'*Amœba Gleichenii* : nous verrons alors que les deux modes de division nucléaire ne sont peut-être pas aussi différents qu'on serait tenté de le croire à un premier examen.

2° *Amœba limax* v^te^ β

(Pl. II, fig. 32-42.)

Nous étudierons ici séparément une variété obtenue dans une infusion de foin avec de nombreux *Chilomonas*.

Longueur, 18 à 20 μ ; largeur, 12 μ.

Malgré ses dimensions plus faibles, cette forme est intéressante.

(1) Wahlkampf : *Loc. cit.*, p. 186.

Les chromosomes se voient nettement au stade de plaque équatoriale ; ils sont fibrillaires. Après une bipartition transversale, ils se réunissent en deux masses chromatiques qui s'éloignent l'une de l'autre et se séparent par étirement. A côté, extérieurement, sont les nucléoles qui ont conservé sensiblement leur grosseur, mais qui sont presque achromatiques (Pl. II, fig. 32-41).

Il n'existe pas ici une disproportion entre la masse de chromatine contenue dans les chromosomes au stade de la plaque équatoriale et celle qui se voit à l'anaphase.

Les chromosomes, après leur bipartition transversale, semblent donc s'unir en deux amas de chromatine qui s'éloignent l'un de l'autre, en prenant plus ou moins l'aspect claviforme.

On peut même admettre que les deux calottes polaires, en reprenant leur chromaticité, redeviennent les nucléoles des nouveaux noyaux, alors que les chromosomes disparaissent en perdant leur sensibilité aux réactifs dans l'intervalle périnucléolaire. En effet, nous avons pu mettre en évidence plusieurs fois dans cet intervalle un peu de nucléoplasme granuleux.

Cette forme a fourni de nombreux kystes sphériques d'un diamètre de 14 à 15 μ ; on distingue une enveloppe externe assez mince, un peu brune, et une seconde membrane assez épaisse, de couleur beaucoup plus sombre. Nous avons cru voir parfois une troisième membrane incolore à stries concentriques qui recouvre directement le protoplasma. L'enveloppe externe a un contour extérieur plus ou moins régulier; elle est de nature plus ou moins gélatineuse.

Le protoplasma est incolore et finement granuleux ; au centre se trouve un noyau nucléolé (Pl. II, fig. 42).

3° *Amœba limax* v^{te} γ.

(Pl. II, fig. 1-21.)

Cette variété s'est développée dans une infusion où une carpe avait été abandonnée pendant une quinzaine de jours.

Les individus se trouvaient en grand nombre dans le voile superficiel constitué par les Bactéries.

L'endoplasme était granuleux, sans autres vacuoles que la vacuole contractile. Celle-ci prend naissance en arrière du noyau par six ou sept petites vacuoles qui se fusionnent successivement (Pl. II, fig. 1-4) : la vacuole gagne alors la partie postérieure du corps, où elle se vide au contact de la surface.

Nous avons représenté d'une part à un fort grossissement l'aspect ordinaire du corps avec son ectoplasme et son endoplasme, et d'autre part à un plus faible grossissement les déformations rapides montrées par un seul individu dans l'espace d'une minute environ (Pl. II, fig. 9-14).

Après fixation à l'alcool absolu, le protoplasma s'est montré réticulé.

Le noyau à l'état de repos possède la structure ordinaire déjà décrite ; cependant le nucléole, au lieu d'être compact, montre une tendance à se différencier en une zone annulaire chromatique limitant une partie centrale incolore (Pl. II, fig. 5).

Cette structure se trouve complètement réalisée à la prophase, si bien que les deux calottes polaires se séparent comme les deux moitiés d'un anneau (Pl. II, fig. 17).

Le stade de la plaque équatoriale n'offre rien de particulier ; dans l'unique stade de l'anaphase que nous ayons rencontré, les chromosomes n'étaient plus visibles (Pl. II, fig. 19-20).

Nous avons représenté fig. 21 un kyste dont l'enveloppe

externe incolore est assez large et dentée irrégulièrement. La seconde membrane est assez mince et de couleur brune ; le noyau possède un nucléole à zone annulaire chromatique.

4° *Amœba limax* v[te] δ.

(Pl. II, fig. 22-31.)

On peut rapprocher de la variété précédente une autre forme dans laquelle le noyau possède également un nucléole différencié en deux zones.

Cette structure se voit très nettement aussi bien au stade de repos qu'au stade de division (Pl. II, fig. 22-31).

La couronne chromatique du nucléole est bien délimitée ; elle entoure un large espace intérieur incolore.

On dirait même qu'à la division, l'anneau se sépare simplement en deux calottes qui s'éloignent l'une de l'autre ; ces deux calottes restent réunies un certain temps par du protoplasma homogène ou fibrillaire qui tient la place du fuseau ; mais nous n'avons pas vu ici les granulations qui représentent les chromosomes (Pl. II, fig. 26-27).

Chaque calotte semble simplement rapprocher ses bords à l'anaphase pour reconstituer les nouveaux noyaux.

Dans cette variété, les individus à deux noyaux ne sont pas rares (Pl. II, fig. 28-29).

Les kystes ont la structure ordinaire, mais le noyau conserve son nucléole annulaire (Pl. II, fig. 31).

Si l'absence de chromosomes au stade de la plaque équatoriale se confirmait, nous aurions ici une sorte d'amitose rappelant quelque peu celle qui a été décrite par Schaudin dans l'*Amœba crystalligera* (1) ; nous aurons l'occasion de revenir sur ce point.

(1) Schaudinn : *Ueber Kernth. mit nachf. Korperth. bei Amœba cristalligera* (Sitz. d. K. Preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin, 2e série, vol. II, 1894, p. 1029-36).

Amœba limax v^te ε.

(T. II, fig. 1-11.)

Cette variété s'était développée dans une infusion de foin : l'Amibe est sensiblement plus grosse que dans la variété précédente ; elle progresse très vite ; l'avant s'étale en une nappe hyaline et le protoplasma avance vers cette nappe avec ses granules et la vacuole contractile ; celle-ci prend naissance à l'arrière par deux ou trois vacuoles qui se fusionnent ; elle est entraînée par le mouvement du protoplasma et vient se vider au contact de la surface (T. II, fig. 1-5).

Le noyau est gros dans cette forme ; son diamètre atteint 6 μ ; la distinction du nucléole en une couronne chromatique externe, entourant une partie centrale moins colorée, est particulièrement nette (T. II, fig. 6-7).

Le protoplasma montre un assez grand nombre de vacuoles ; il est assez sensible aux réactifs colorants.

La division nucléaire semble se faire par un simple allongement du noyau, suivi d'un étranglement et sans modification de la structure (T. II, fig. 8-10).

Il faudrait cependant de nouvelles observations avant d'admettre la chose définitivement.

Il est possible, en effet, que les aspects que nous avons rencontrés se rapportent à de simples modifications dans la forme du noyau, sans rapport avec la division ; pour trancher la question, il eût fallu constater, en même temps, une bipartition du corps ; comme les préparations renfermaient une assez grande proportion d'individus à deux noyaux, on est amené à supposer que cette bipartition n'est pas toujours en relation directe avec la division nucléaire (T. II, fig. 7).

Il n'est guère possible d'admettre en l'état des choses que toutes les modifications que nous venons d'indiquer dans la structure du noyau et son mode de division chez l'*Amœba*

limax puissent dépendre uniquement des conditions du milieu; nous ne connaissons pas jusqu'ici de transformations aussi étendues de l'appareil nucléaire.



T. II. *Amœba limax* vte ε.

Mais si les variétés que nous venons de décrire sont appelées à prendre rang d'espèces, il est bien évident que dans la pratique courante personne ne songera à les reconnaître. En effet, l'étude de la division nucléaire, à moins

d'un basard heureux, peut exiger plusieurs semaines d'un travail assidu et encore faut-il que les circonstances soient favorables ; on examine des milliers d'individus avant d'en trouver un en division ; il deviendrait fastidieux et inutile de répéter ce travail pour chaque forme rencontrée.

On pourrait toutefois établir assez rapidement une subdivision de l'espèce souche, selon que le nucléole est compact ou qu'il présente un anneau chromatique ; ce caractère est facile à établir et n'exige qu'une ou deux heures si l'on se borne à une fixation rapide à l'alcool absolu suivie d'une coloration double à l'hématoxyline et au picro-carmin.

Il ne faut guère songer à aller plus loin au point de vue systématique ; mais au point de vue biologique, nous pouvons maintenant entrevoir les conséquences d'une étude détaillée des espèces dérivées du type *A. limax* ; nous y trouvons déjà des transitions entre l'amitose, l'haplomitose et la téléomitose ; l'évolution de l'appareil nucléaire pourra peut-être livrer quelques-uns de ses secrets grâce à l'étude de ces Amibes.

Nous avons essayé de voir si les Amibes du type *A. limax* pourraient nous fournir également quelques renseignements au sujet de la reproduction sexuelle.

On a découvert tout récemment, à la période d'enkystement de certaines Amibes, des phénomènes d'autogamie excessivement intéressants dont nous avons dit un mot dans l'historique.

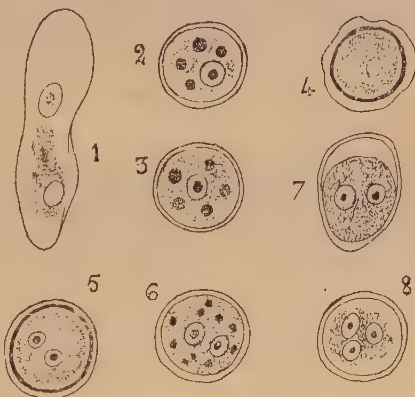
Ces faits nous ont engagé à étudier de plus près l'enkystement dans l'*Amœba limax*.

Nous avons profité pour cela d'une culture pure de cette espèce, avec, comme milieu, du liquide de Knop dans lequel un Bacille avait formé de nombreuses colonies.

Au bout de quelques jours, la surface du liquide était recouverte par un voile blanc dans lequel se trouvaient les Amibes, avec une quantité considérable de leurs kystes.

Les débuts de l'enkystement montrent un caractère in-

téressant ; lorsque l'Amibe s'arrondit, le noyau est à peu près central ; autour de lui, on distingue dans le protoplasma cinq ou six sphérules chromatiques, parfois davantage ; elles se colorent par l'hématoxyline (T. III, fig. 2). Ces corpuscules correspondent sans doute à ce que les auteurs désignent sous le nom de chromidies ; mais alors que beaucoup d'auteurs cherchent à établir une relation directe entre les chromidies et le noyau, il est bien certain qu'ici ces éléments sont indépendants du noyau. Lorsque l'enkystement est plus avancé, elles disparaissent, et le protoplasma devient finement granuleux.



T. III. *Amœba limax*. Fig. 1-8.

L'acide osmique colore faiblement en noir le contenu du kyste ; mais il n'existe aucun globule graisseux de forme déterminée.

Nous avons examiné un très grand nombre de kystes ; la plupart ne possèdent qu'un seul noyau ; quelques-uns, dans la proportion de un sur deux cents, ont deux noyaux ; enfin quelques rares kystes, un peu plus gros que les autres, nous ont montré trois noyaux, rapprochés les uns des autres (T. III, fig. 3-8).

Nous croyons pouvoir affirmer que les kystes de l'*Amœba limax* n'offrent aucun phénomène d'autogamie, au moment de leur formation ; ils n'en présentent pas davantage plus tard ; les kystes de cette même culture, examinés six mois après, n'offraient aucun changement appréciable.

La forme sur laquelle a porté cette observation avait un nucléole du type compact ; les circonstances ne nous ont

pas permis de pousser plus loin l'étude de son appareil nucléaire ; nous devons la laisser sous le nom général d'*Amœba limax*, sans pouvoir la ranger dans l'une ou l'autre des variétés précédemment indiquées.

Une autre Amibe du type *limax*, cultivée dans du liquide de Knop, nous a donné, à côté de kystes ordinaires, d'autres kystes ayant une structure quelque peu différente (T. IV, fig. 3-4) ; il existe une première membrane à double contour ; une seconde membrane, séparée de la première par un intervalle plus ou moins grand, recouvre directement le protoplasma ; celui-ci a donc subi une contraction au cours de la formation du kyste, abandonnant autour de lui une substance gélatineuse ; celle-ci forme dans l'intervalle qui sépare les deux membranes des stries concentriques. Ce sont les kystes les plus gros qui possèdent ainsi une double membrane ; mais après la contraction, la sphère de protoplasma a un diamètre de 10 μ environ, comme dans les kystes ordinaires.

Nous ne voyons jusqu'à présent dans cette structure différente des kystes qu'une simple modification dans le développement d'une seule et même espèce.

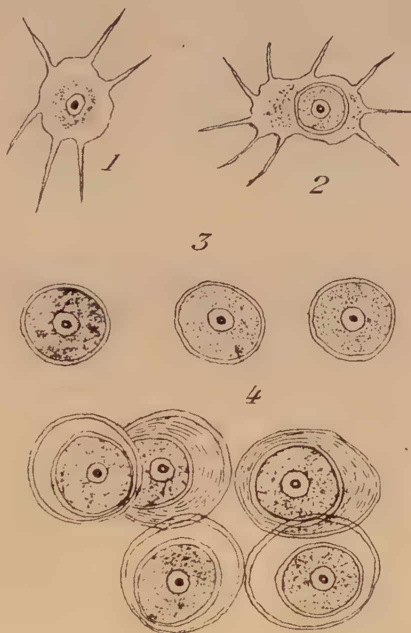
Il n'en est pas de même des phénomènes observés par Beyerinck dans son *Amœba nitrophila* (1).

Cette Amibe est du type *A. limax* ; pour l'enkystement elle conserve sa forme générale, mais le protoplasma se condense au centre en une spore qui se recouvre d'une double membrane, exospore et endospore ; chaque Amibe peut ainsi donner naissance, à son intérieur, à un ou deux kystes.

Ces faits sont assez singuliers ; ils constituent une exception pour le groupe ; ce n'est pas sans peine que nous admettons l'observation ; elle appelle une vérification. On peut, en effet, se demander si on ne se trouve pas en face de

(1) Beyerinck : *Kulturversuche mit Amoben auf festen Substr.* (Cent. f. Bak. a. Parasit., Bd. XIX, Bd. XXI).

kystes à double membrane, dans lesquels la membrane externe aurait conservé plus ou moins l'apparence de l'Amibe et sa forme. Nous ajouterons que nous avons rencontré des kystes appartenant au *Cochliopodium bilimbosum* et à l'*Amœba limax* et qui étaient englobés par des *Nuclearia* (T. IV, fig. 1-2); cela donnait l'apparence d'une cellule à spores endogènes. Nous considérons, jusqu'à nouvel ordre, comme peu vraisemblable, le fait pour une Amibe de pouvoir former deux spores endogènes dans la même cellule, par un procédé si différent de celui que nous connaissons chez les autres espèces.



T. IV. Fig. 1-2. *Neuclearia simplex*; 2. Individu ayant englobé un kyste d'Amibe; 3-4. Kystes d'*Amœba limax*.

B) LA PAROI DU KYSTE MONTRE PLUSIEURS PORES.

1° *Amœba punctata* sp. nov.

(T. V, fig. 1-15.)

Cette espèce s'est développée dans une assiette remplie d'eau où nous avions mis ensemble de la terre de jardin et des fragments de pomme de terre.

L'étude en a été faite pendant les vacances de 1909 dans notre petit laboratoire de vacances à Ségrie (Sarthe).

Par sa forme et son mode de locomotion, elle ne se distingue guère du type *limax* ordinaire ; on peut s'en rendre compte, d'après les figures 1 à 7 qui représentent les changements successifs de forme qui se sont produits durant la marche dans l'espace de deux minutes environ (T. V, fig. 1-7).

Les individus se nourrissent de Bactéries que l'on trouve dispersées dans le protoplasma ou réunies par petits paquets.

Le noyau ne se distingue pas de celui de l'*A. limax* ; son mode de division n'a pas été observé.

Le mode de formation des kystes est intéressant à suivre ; le corps s'arrondit ; le protoplasma renferme quelques vacuoles qui changent assez rapidement en nombre et en position, ainsi que le représentent les fig. 8-10, T. V. La surface, qui est d'abord lisse, se recouvre de petites granulations qui ne sont probablement pas autre chose que des résidus bactériens de digestion ; ces granulations se trouvent repoussées par une sécrétion gélatineuse qui forme une zone externe incolore.

Sous cette zone, le protoplasma se recouvre d'une membrane solide, plus ou moins épaisse, qui se colore assez rapidement en brun ; elle est tapissée en dedans, semble-t-il, d'une mince endospore incolore.

L'exospore montre un certain nombre de places circulaires au niveau desquelles elle reste incolore ; ces ponctuations se continuent dans la zone gélatineuse par une sorte de canal (T. V, fig. 12-14). Nous avons cru voir dans certains kystes que la partie non colorée de l'exospore correspondait, non à une simple ponctuation, mais à de véritables sillons (fig. 15).

Cette espèce est également favorable à l'étude des chromidies.

Au moment où le corps s'arrondit pour l'enkystement, le noyau occupe le centre ; tout autour apparaissent de gros globules homogènes, réfringents, bien distincts du protoplasma ; leur nombre est variable ; ils sont aussi gros que le

noyau (T. V, fig. 11-12) ; leur diamètre atteint parfois 3 μ. On pourrait croire, d'après leur aspect, qu'il s'agit de corpuscules oléagineux ; mais il n'en est rien. L'acide osmique les laisse incolores ; par contre, l'hématoxyline leur communique une teinte plus foncée qu'au protoplasma ; ces



T. V. *Amœba punctata*, fig. 1-15.

corpuscules sont évidemment de nature albuminoïde ; après fixation et coloration, ces éléments sont séparés du protoplasma par un intervalle incolore.

Ces corpuscules chromatiques disparaissent peu à peu, et dans le kyste mûr, il n'existe plus autour du noyau central qu'un protoplasma granuleux.

L'intérêt de ces chromidies dont nous avons signalé également la présence dans les kystes de l'*Amœba limax*, porte sur l'interprétation qui a pu leur être donnée par certains auteurs.

Il est absolument certain que dans les cas examinés par nous, les chromidies sont des formations indépendantes du noyau.

Ou Hartmann et les auteurs qui l'ont suivi, attribuent aux chromidies un rôle important dans les phénomènes d'autogamie des Amibes.

On doit se demander, après nos observations, si ces auteurs n'ont pas été induits en erreur par des corpuscules colorables semblables à ceux que nous venons de décrire : nous discuterons cette question en détail un peu plus tard.

Amœba Guttulla Dujardin

Cette Amibe ressemble à l'*Amœba limax*, dont elle ne diffère guère que par ses dimensions plus petites.

Penard lui attribue une taille de 30 à 35 μ ; les deux formes que nous allons décrire avaient l'une en longueur 20 μ, alors que la seconde ne dépassait guère 12 μ. Nous sommes d'ailleurs de l'avis de ce savant qui considère que tout un groupe d'Amibes est compris sous cette désignation ; nous pensons même que ce groupe est réuni à celui qui est désigné sous le nom d'*Amœba limax* par une foule d'espèces intermédiaires.

1° *Amœba guttula* v^té^ α.

(T. VI, fig. 1-7.)

Cette Amibe est la plus petite que nous ayons rencontrée : longueur, 12 μ ; largeur 4 μ ; sous la forme arrondie, le diamètre est de 6 à 7 μ.

Elle s'est développée dans du liquide de Knop, placé dans un endroit faiblement éclairé, et le voile blanc superficiel qui s'était formé ne comprenait, en dehors de l'Amibe, qu'un mycélium très fin et en apparence une seule espèce de Bac-

térie à éléments très courts ; cette Bactérie se présentait sous la forme dissociée, la forme diplocoque et l'aspect de chaînettes à 6 ou à 12 éléments.

L'Amibe progressait à l'aide de son pseudopode unique qui souvent se dichotomisait après s'être étalé ; ce pseudopode était susceptible de s'allonger beaucoup, et même de se ramifier (T. VI, fig. 1-2).



T. VI. *Amœba guttula* v^te^ α. Fig. 1-7. — *Amœba guttula* v^te^ β. Fig. 8-17.

Cette Amibe nous a présenté une particularité intéressante : beaucoup d'individus renfermaient une sorte de grosse sphère ressemblant à un germe endogène (T. VI, fig. 6-7). Ces germes endogènes ressemblaient à ceux que nous avons rencontrés chez beaucoup d'organismes, et en particulier dans les Amibes du *Sappinia pedata* (1).

On aurait pu croire que ces germes endogènes n'étaient

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des Acrasiées* (le Botaniste, série V).

autre chose que les Bactéries ingérées par l'Amibe et contenues dans une vacuole nourricière unique.

Mais, en observant les choses de plus près, on ne tarde pas à reconnaître qu'il s'agit d'une véritable épidémie ; les Amibes, qui sont envahies, ne montrent plus finalement, en dehors du germe endogène, qu'un peu de protoplasma avec le noyau.

Ces germes endogènes m'ont paru constitués par un micro-coque, comme ceux du *Sappinia pedata*, avec lesquels ils présentent une grande ressemblance ; nous aurons l'occasion d'en décrire de semblables chez une Monadinée.

La structure du noyau, dans cette Amibe, est intéressante; souvent on ne distingue qu'un nucléole au centre du noyau ; mais beaucoup d'individus montrent nettement une autre différenciation. Le noyau, dans ce cas, présente : 1° une membrane nucléaire ; 2° une zone étroite incolore ; 3° une sphère centrale assez chromatique ; 4° un petit corpuscule chromatique très bien délimité et occupant une position excentrique à la surface de la sphère (T. VI, fig. 3-4).

Pour interpréter la valeur de chacune de ces parties, il aurait fallu suivre le mode de division ; mais la petitesse du noyau est telle que la chose est presque impossible. Certains aspects font croire cependant que cette division se fait comme dans l'*Amœba limax* v^te^ α.

2° *Amœba guttula* v^te^ β.

(T. VI, fig. 8-17.)

Cette Amibe s'est montrée dans une infusion ; sa longueur était de 20 μ sur une largeur de 7 μ.

Le mouvement se fait de la manière ordinaire : en 1/2 minute, on peut voir le pseudopode s'étaler, se bifurquer ou même se trifurquer, puis redevenir simple pour se lober à nouveau (T. VI, fig. 8-12).

Le noyau possède la structure que nous avons décrite

dans l'*Amœba limax* ; le mode de division est probablement le même si nous en jugeons par un des stades rencontrés, celui de la plaque équatoriale.

Les kystes rappellent aussi ceux de l'*Amœba limax* ; toutefois nos dessins ne font pas mention de la membrane externe gélatineuse ; il est probable qu'elle est plus mince et qu'elle a échappé à notre observation.

Les kystes, d'un diamètre de 10 à 12 μ, n'ont qu'un seul noyau central et le cytoplasme est finement granuleux.

SECTION II

Amibes à téléomitose normale.

Ces Amibes possèdent un mode de division tout à fait semblable à celui que nous avons décrit autrefois chez les Chlamydomonadinées, les *Pandorina*, etc. ; il ressemble aux mitoses des algues, et sauf la petitesse des chromosomes, on peut le comparer tout à fait à la karyokinèse des organismes supérieurs ; il n'existe pas de calottes polaires formées par la bipartition du nucléole, comme la chose se voit chez l'*Amœba limax* et ses variétés ; le nucléole disparaît pendant la division, et il se reforme dans les nouveaux noyaux ; les chromosomes sont distincts depuis le début de la prophase jusqu'à la fin du stade tonnelet ; la répartition de la chromatine aux noyaux-frères se fait beaucoup plus exactement que pour les espèces de la forme *A. limax*.

Nous nous demandons si ce fait d'une répartition plus exacte de la chromatine aux cellules-filles n'a pas pour effet immédiat de fixer d'une façon plus exacte les dimensions et les caractères des individus.

Dans les deux espèces que nous allons étudier, et qui possèdent cettte téléomitose normale, nous n'avons point trouvé ces variations de taille qui sont si fréquentes dans les cultures d'*Amœba limax*, et qui en rendent l'étude spécifique si difficile.

Nous rappelons que pour l'une des espèces, nous avons pris date par une note préliminaire insérée aux comptes rendus (1).

1° *Amœba Gleichenii Duj.*

(Pl. III, fig. 1-26.)

Nous avons désigné sous ce nom, afin de ne pas multiplier les espèces, une Amibe qui s'est développée dans une infusion rendue nutritive avec du pain.

Cette espèce se présente sous deux aspects principaux : sous la forme allongée, ses dimensions sont en longueur 40 μ, en largeur 20 à 25 μ, sous la forme arrondie, le diamètre est de 30 μ environ et de nombreux pseudopodes courts, épais, formant autant de lobes, rayonnent autour de la surface du corps ; souvent aussi le corps s'aplatit et il n'existe alors qu'un ou deux larges pseudopodes (Pl. III, fig. 1-5).

La séparation en endoplasme granuleux et en ectoplasme hyalin est très nette ; la proportion d'ectoplasme est relativement assez grande ; on observe une vacuole contractile à la limite de l'endoplasme.

Nous avons pu suivre sans trop de difficultés la division du noyau dans cette espèce ; chez les autres Amibes que nous avons rencontrées, la division du noyau n'avait lieu que pour la bipartition du corps ; ici, elle se produit également à la formation du kyste. N'ayant remarqué aucune différence entre ces deux mitoses, nous ne donnerons qu'une description.

Le noyau, au stade de repos, est muni d'une membrane nucléaire et d'un gros nucléole central ; l'intervalle compris entre le nucléole et la membrane est rempli par du nucléoplasme sensiblement homogène (Pl. III, fig. 5, 9).

(1) P.-A. Dangeard : *La télécomitose chez l'Amœba Gleichenii* (Comptes rendus, Acad. Sc., n° 24, t. CXXXV, 15 décembre 1902).

A la prophase, le nucléole se vacuolise, devient spongieux; le noyau augmente de volume et le nucléoplasme devient d'aspect granuleux et un véritable spirème ne tarde pas à apparaître. Après disparition complète du nucléole, on voit le spirème se fragmenter en segments chromatiques ; ils sont allongés en forme de petits rubans sinueux et entremêlés les uns dans les autres. Ces chromosomes sont plongés dans une substance sensiblement homogène qui va donner directement le fuseau achromatique par allongement du noyau (Pl. II, fig. 9-15).

Nous n'avons vu aucune trace de centrosomes aux pôles du fuseau.

Les chromosomes se groupent sur le plan équatorial du fuseau en devenant globuleux; nous en avons compté environ une vingtaine ; ce sont de fines granulations chromatiques, et la numération en est particulièrement difficile. Toutes nos figures à cet égard ne semblaient pas exactement concordantes, et il nous faudrait d'autres matériaux et un nouvel examen pour préciser davantage (Pl. III, fig. 16-17).

La métaphase représente des modifications en sens inverse de celles qui viennent de se produire ; les chromosomes, après une bipartition dont il est impossible de fixer le sens, se séparent en deux groupes qui s'éloignent l'un de l'autre ; le tonnelet s'allonge beaucoup (Pl. III, fig. 18-20).

S'il s'agit de la période de multiplication, c'est au moment où le corps de l'Amibe s'étrangle pour la bipartition, que le tonnelet se sépare en son milieu, chaque groupe de chromosomes entraînant avec lui une part correspondante de la substance achromatique du fuseau (Pl. III, fig. 6-8).

Dans la division du noyau, à l'intérieur du kyste, les deux extrémités du tonnelet viennent buter jusqu'au contact de la paroi.

Les chromosomes, qui sont restés sur un seul plan pendant le stade tonnelet, reprennent l'aspect fibrillaire et s'unissent en un nouveau spirème ; ce spirème se trouve inclus dans la

substance achromatique du fuseau autour de laquelle la membrane nucléaire, qui a plus ou moins disparu pendant la mitose, se reforme nettement.

Le nucléole ne tarde pas à se montrer au centre du noyau, alors que le spirème devient indistinct dans le nucléoplasme : les deux noyaux frères ont repris la structure du stade de repos (Pl. III, fig. 20-22).

Les kystes de cette espèce sont intéressants à étudier, et nous regrettons vivement de n'avoir pu soupçonner, au moment où nous avons fait cette recherche, les phénomènes d'autogamie signalés récemment.

Il semble cependant certain que notre espèce montre un acheminement vers les conditions de sexualité qui se trouvent réalisées dans les *Entamœba*.

En effet, les diverses espèces d'Amibes du type *A. limax* et *A. guttula*, ne présentent au moment de l'enkystement aucune division nucléaire.

Ici, au contraire, nous trouvons d'une façon constante cette division nucléaire qui est suivie chez les *Entamœba* d'une fusion sexuelle, et qui fournit par conséquent plus ou moins directement les noyaux copulateurs (1).

Nous allons maintenant soulever un problème dont la solution exigera sans doute les efforts réunis de nombreux observateurs.

L'apparition de l'autogamie est-elle en relation directe avec l'existence d'une téléomitose normale ?

Les amibes du type *A. limax* me paraissent présenter dans la répartition de leur chromatine une infériorité manifeste ; quelques espèces sont en voie, il est vrai, d'acquérir une téléomitose normale qui se trouve réalisée chez l'*Amœba Gleichenii* ; mais dans celles qui ont un nucléole annulaire, la division nucléaire paraît se rapprocher de l'amitose.

On peut donc se poser la question de savoir si la repro-

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. f. Prot., Bd. XIV, p. 281).

duction sexuelle est compatible avec l'amitose ou si elle est liée à l'existence de la téléomitose ; les espèces d'*Entamœba* qui sont autogames devront être particulièrement étudiées à ce point de vue.

On doit souhaiter également que la question des divisions réductionnelles qui sont indiquées comme précédant la copulation des noyaux soit revue avec soin.

Quelques zoologistes ont une tendance à penser que les divisions réductionnelles doivent précéder l'acte copulateur chez les organismes inférieurs comme chez les Métazoaires; or, on connaît déjà de nombreux exemples où la division de réduction suit la formation de l'œuf au lieu de la précéder (Ascomycètes, Basidiomycètes, *Chlamydomonas*, *Zygnema*).

Notre étude de l'*Amœba Gleichenii* a été faite, ainsi que les dessins qui l'accompagnent, avant la description des phénomènes d'autogamie chez les *Entamœba*. Or nous avons figuré, à côté du noyau en division dans le kyste, des corpuscules chromatiques qui rappellent de très près ceux que l'on attribue aux divisions réductionnelles dans l'*Amœba albida* et l'*Entamœba coli* (Pl. III, fig. 18-19).

Ces corpuscules sont d'autre part analogues aux chromidies de l'*Entamœba tetragena*.

Or ces corpuscules chromatiques, qui apparaissent au moment de l'enkystement dans le cytoplasme de l'*Amœba Gleichenii* et qui disparaissent plus tard, n'ont aucune relation directe avec le noyau et sa division. On devra donc vérifier avec soin les faits annoncés par Hartmann, Nägler, etc., au sujet d'une réduction chromatique chez les Amibes (1).

Nous allons maintenant indiquer le développement des kystes.

Ces kystes sont exactement sphériques ; leur diamètre est de 25 μ.

La membrane est d'abord mince : elle s'épaissit plus tard

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 281-282.

et montre alors des sortes de ponctuations arrondies. A l'intérieur, le cytoplasme, qui au début renfermait des globules réfringents (Pl. III, fig. 19), se montre de plus en plus dense et finement granuleux. Cet état se trouve réalisé au moment où la bipartition du noyau s'achève.

Nous avons noté que les deux noyaux ont leur gros nucléole plus ou moins spongieux : ils sont plus ou moins rapprochés.

D'après ce qui a été décrit chez les *Entamœba*, on pourrait croire que ces deux noyaux sont destinés à copuler.

Il n'en est rien, ainsi que nous avons pu nous en assurer.

Ces kystes à deux noyaux présentent extérieurement à leur membrane une enveloppe gélatineuse à surface lisse ou bosselée ; malgré la présence de cette enveloppe, on réussit encore à voir les quelques ponctuations de la membrane.

Nous avons observé une bipartition de ces kystes qui n'étant pas accompagnée d'une division nucléaire, donne des cellules uninucléées : celles-ci sont le point de départ des nouvelles Amibes (Pl. III, fig. 26).

L'étude de cette espèce offre un grand intérêt : dans les kystes, deux noyaux sont en présence, comme chez l'*Entamœba coli* ; mais ces noyaux ne se fusionnent pas : chaque énergide reprend son individualité. Dans l'*Entamœba coli*, au contraire, ces deux noyaux continuent à se diviser, d'une façon qui n'est pas encore complètement élucidée jusqu'à donner quatre noyaux de gamètes s'unissant par paires (1). L'*Amœba Gleichenii* forme donc un terme de transition entre les espèces dont le kyste est de nature purement végétatif et celles dont le kyste est le siège d'une fécondation.

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 292.

2° *Amœba Chattoni* sp. nov. (1).

(Pl. IV, fig. 1-19.)

Cette espèce est apparue en assez grande quantité à l'intérieur du liquide de Knop, renfermant des *Chlorella*, quelques petits Flagellés et une Bactérie ; elle se nourrissait de tous ces organismes, en s'attaquant de préférence à la Bactérie.

Les figures 1 à 9 (Pl. IV) montrent les changements de forme qui se sont produits chez un même individu dans l'espace de six à sept minutes ; on voit que dans cette espèce l'ectoplasme hyalin est abondant ; qu'il s'étale en nappe de laquelle partent des pseudopodes filiformes ; l'endoplasme renferme de nombreuses Bactéries disséminées un peu partout ; dans le cas où l'individu ingère un flagellé ou une petite algue, il se forme autour une vacuole digestive.

La vacuole contractile se forme par la fusion de trois ou quatre plus petites, qui se réunissent d'abord en deux plus grosses, avant d'en former une seule : celle-ci occupe la partie postérieure du corps ; d'une systole à l'autre, il s'écoule trois minutes environ.

Les résidus digestifs, et en particulier les microbes, sont abandonnés à la partie postérieure du corps (Pl. IV, fig. 5).

Le noyau occupe le centre de l'endoplasme : il est formé par un nucléole central entouré d'une zone de nucléoplasme : celle-ci, au moment de la division, est granuleuse (Pl. IV, fig. 10).

Nous n'avons rencontré que le stade tonnelet, mais son aspect ne laisse aucun doute sur l'existence d'une téléomitose normale dans cette espèce ; les chromosomes sont au nombre de 4-6 ; quoiqu'ils se détachent bien, il est difficile de les compter exactement à cause de leur petitesse ; le

(1) Nous dédions cette espèce à M. Chatton, de l'Institut Pasteur.

protoplasma du tonnelet est hyalin ; autour se trouve du cytoplasme alvéolaire (Pl. IV, fig. 11).

L'Amibe a formé de nombreux kystes; le corps s'arrondit; le protoplasma finement granuleux renferme plusieurs vacuoles qui entourent le noyau ; ces vacuoles disparaissent (Pl. IV, fig. 12-14); le kyste est alors complètement sphérique ; la membrane qui l'entoure s'épaissit ; c'est à ce moment qu'on aperçoit dans le protoplasma un grand nombre de sphères chromatiques qui se montrent elles-mêmes avec une structure granuleuse (Pl. IV, fig. 15-17).

Le noyau unique occupe toujours le centre du kyste ; il n'a subi aucune modification.

Il est impossible de trouver dans ces éléments chromatiques transitoires, dans ces chromidies, une relation d'origine ou de parenté avec les noyaux eux-mêmes, ainsi que l'admettent certains savants qui se sont occupés du développement des Amibes.

La zone externe mucilagineuse du kyste est plus ou moins épaisse ; *sa surface est mamelonnée ;* dans les kystes un peu âgés, le protoplasma est finement granuleux dans toutes ses parties (Pl. IV, fig. 16-18).

3° *Amœba paradoxa* sp. nov.

(Pl. IV, fig. 20-30.)

Nous indiquerons ici brièvement sous ce nom les caractères d'une espèce polymorphe qui fait le passage aux plasmodes de Myxomycètes.

Les Amibes ont une grosseur très variable ; la plupart ne possèdent qu'un noyau ; d'autres en ont deux, et quelques-unes en renferment jusqu'à six ou sept. Le protoplasma renferme de nombreuses vacuoles (Pl. IV, fig. 20-25).

Les noyaux ont la structure ordinaire ; ils se divisent par télécomitose ; nous avons rencontré deux stades très

nets, celui de la plaque équatoriale et une phase tonnelet (Pl. IV, fig. 26-27).

Les kystes sont sphériques ; leur diamètre est très variable (Pl. IV, fig. 28-30) ; les uns ne possèdent qu'un noyau ; beaucoup en ont deux ; lorsque ceux-ci sont rapprochés, on pourrait croire à une fusion prochaine : nous ne croyons pas cependant qu'il y ait copulation.

Le protoplasma finement granuleux est entouré par une membrane jaunâtre qui est elle-même parfois recouverte d'une zone mucilagineuse externe.

En somme, il serait bon de reprendre l'étude de cette espèce, à cause des affinités qu'elle semble marquer du côté des Myxomycètes ; c'est simplement à ce titre que nous la signalons ici.

SECTION III

La division du noyau n'a pas été observée.

1° *Amœba viridis* Leidy.

(T. VII, fig. 1-3.)

Nous avons pu examiner plusieurs centaines d'Amibes appartenant à cette espèce : aucune n'était en division.

Cette espèce a de grandes dimensions : sous la forme allongée, la longueur atteint 140 μ et davantage, la largeur étant de 40 à 50 μ : sous la forme arrondie, certains individus avaient un diamètre de 150 μ.

Le cytoplasme, pendant le mouvement, s'étale en une large nappe mince qui s'échancre en lobes de formes variables ; le flot d'endoplasme y glisse rapidement avec ses fines granulations et ses zoochlorelles.

Le nombre des zoochlorelles varie avec les individus : il est facile de mettre en évidence le noyau de ces algues et leur pyrénoïde ; la structure ne diffère en rien de celle que nous avons décrite dans le *Paramæcium bursaria*.

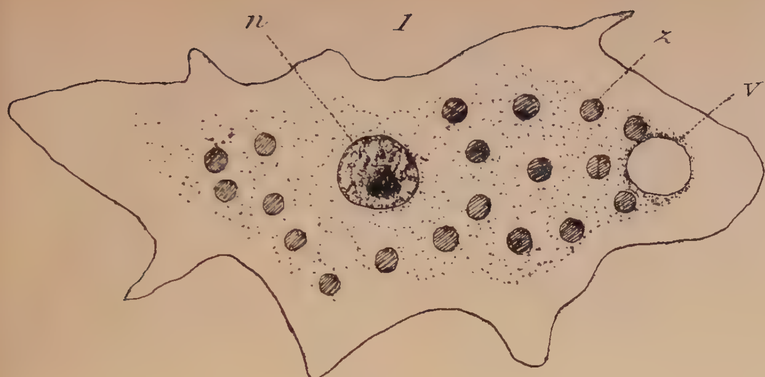
Ces algues sont dispersées sans ordre à l'intérieur du corps et jusqu'au contact immédiat de la surface.

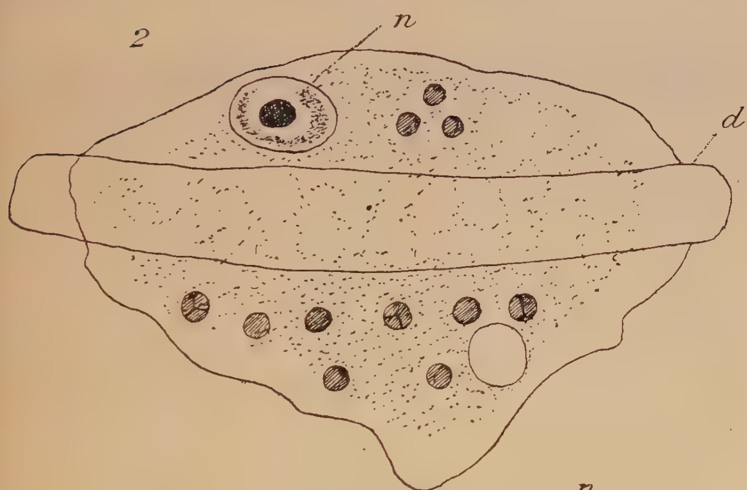
Nous avons assisté à l'expulsion de gros corpuscules au nombre d'une dizaine qui se trouvaient un instant auparavant disséminés au milieu du corps. Ces corpuscules ont été transportés brusquement vers la surface où ils se sont trouvés réunis dans une très grande vacuole; cette vacuole n'était séparée de l'eau extérieure que par une mince couche de cytoplasme ; à cette couche se trouvait adhérente une zoochlorelle qui proéminait dans la vacuole. Lors de la rupture de la vacuole pour l'expulsion des corpuscules, la zoochlorelle n'a pas été rejetée; elle est revenue à l'intérieur du corps.

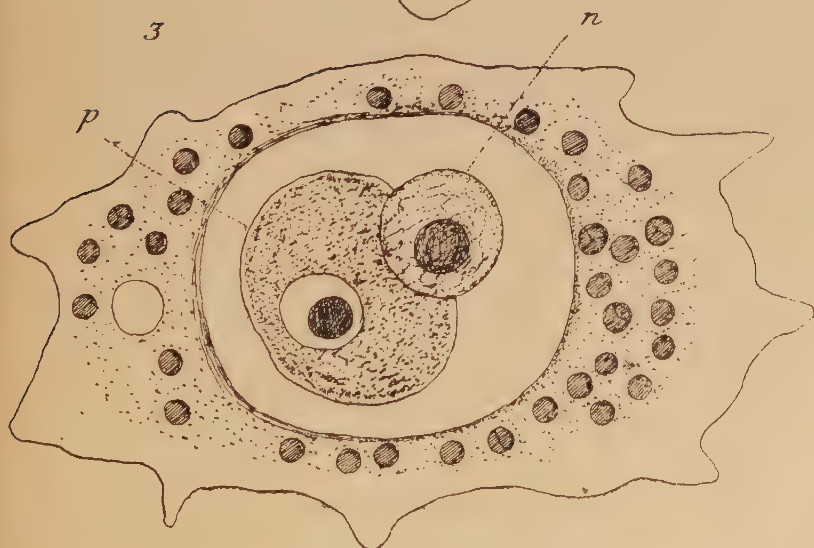
Après fixation à l'alcool absolu et coloration à l'hématoxyline, le corps de l'Amibe semble être limité par une véritable membrane, tant le cytoplasme intérieur est fluide, clair et achromatique.

Chez certains de ces individus fixés, on dirait vraiment que le cytoplasme tout entier est un liquide peu différent de l'eau ; mais chez les autres, on peut faire la distinction entre le cytoplasme légèrement chromatique qui renferme les zoochlorelles et de grandes vacuoles qui se divisent en vacuoles ordinaires et vacuoles nourricières ; celles-ci atteignent parfois de très grandes dimensions, 30 à 40 μ et davantage ; nous avons même rencontré une Amibe qui avait ingéré une conjuguée d'une longueur de 120 μ ; les deux extrémités débordaient de chaque côté le corps de l'Amibe (fig. 2, T).

Nous en avons rencontré une autre qui renfermait dans une très grande vacuole et au centre une sphère de 40 μ de diamètre. Le protoplasma de cette sphère était très dense ; un peu en dehors du centre se trouvait un noyau ayant 14 μ de diamètre ; ce noyau possédait un gros nucléole chromatique entouré par une zone incolore. Nous pensons qu'il s'agissait d'un parasite du protoplasma et non d'un organisme ingéré comme aliment ; ce qui nous confirme encore







T. VII. *Amœba viridis*, fig. 1-3.

dans cette idée, c'est que le noyau de l'Amibe était hypertrophié ; son diamètre atteignait 25 μ, alors que le diamètre ordinaire varie entre 14 et 20 μ. (T. VII, fig. 3).

En l'absence de tout autre stade de développement, il est impossible de classer ce parasite.

Nous savons déjà que Grüber a observé une véritable épidémie chez l'*Amœba viridis* ; mais elle était causée par des Nucléophages, c'est-à-dire par des parasites du noyau (1).

Le noyau de l'*Amœba viridis* possède un gros nucléole chromatique, et l'intervalle assez large compris entre la membrane et le nucléole est rempli par du nucléoplasme granuleux (fig. 1, T), ou irrégulièrement chromatique.

Cette Amibe se nourrit de proies assez grosses, parmi lesquelles nous avons vu des *Chlamydomonas* et le *Trachelomonas volvocina* ; il nous a semblé également reconnaître des débris de conjuguées.

Malgré les centaines d'individus examinés, il nous a été impossible de rencontrer un seul stade de division nucléaire : nous le regrettons d'autant plus que le volume considérable du noyau aurait sans doute permis de voir nettement les diverses phases de la division.

En comparant notre description à celle de Grüber, on voit que nos deux Amibes sont bien identiques ; celle de Grüber provenait d'un envoi de *Sphagnum* venant d'Amérique ; la nôtre s'est montrée dans une récolte de Conjuguées et de Desmidiées faite à Ségrie (Sarthe), dans des tourbières.

Grüber a réussi à cultiver cette Amibe pendant plus de 10 ans dans un petit aquarium renfermant seulement 100 grammes d'eau ; la culture n'a pris fin qu'à la suite d'une épidémie de nucléophages. Dans les premières années, cette Amibe n'ingérait aucun aliment ; plus tard, elle s'est nourrie de petites algues unicellulaires, d'Euglènes, etc. ;

(1) Gruber : *Ueber Amœba viridis* (Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1904, p. 67-67).

dans nos cultures, cette Amibe s'est montrée au contraire assez vorace.

Il sera intéressant de retrouver le parasite extra-nucléaire dont nous venons de signaler la présence ; on pourra alors peut-être suivre son développement.

SECTION IV

Amibes à mouvements lents du type *Pelomyxa*.

L'espèce que nous allons décrire ici s'est rencontrée dans nos récoltes d'algues en exemplaires peu nombreux ; nous n'aurions pas même songé à l'étudier si nous n'avions remarqué à la surface du corps de singulières productions filamenteuses.

En consultant la bibliographie, nous avons constaté que ces filaments avaient donné lieu à de singulières méprises ; ce sont ces erreurs qu'il s'agit de faire disparaître définitivement, en faisant mieux connaître un groupe de parasites encore très mal étudiés.

Pelomyxa vorax sp. nov.

(Pl. V, fig. 1-5.)

Nous avons eu beaucoup de peine à classer cette Amibe et nous avons longtemps hésité entre le groupe des Amibes voisines de l'*Amœba proteus* et le groupe des *Pelomyxa*. L'*A. proteus* a été souvent décrite, mais il semble bien que les auteurs n'ont pas toujours eu en vue la même espèce.

« Il sera peut-être encore bien longtemps difficile, écrit Penard, de décrire l'*Amœba proteus* d'une manière claire et précise ; fort probablement existe-t-il plusieurs Amibes autonomes, mais présentant les caractères généraux de l'*Amœba proteus* qui les feront encore longtemps prendre les unes pour les autres.

Pour moi, je considérerai ici comme *Amœba proteus* ty-

pique une grande Amibe, très changeante dans sa forme, développant suivant le moment de longs pseudopodes droits ou rameux, ou bien susceptible parfois de prendre la forme *limax* et renfermant toujours un noyau unique volumineux et ovoïde. C'est ce dernier caractère qui peut être considéré comme le plus important : l'*Amœba proteus* type a toujours un noyau ovoïde » (1).

Cette espèce serait l'une des plus communes et l'une des plus grosses. Dimensions, 300 μ et au delà. L'*Amœba villosa* de Wallich se distinguerait de la précédente par des contours plus ou moins claviformes et palmés. Penard lui attribue 200 μ avec un noyau de 36 à 38 μ. Nous trouvons encore tout à côté *Amœba nitida* Penard, espèce à un seul noyau d'un diamètre de 50 μ, et *Amœba nobilis*, qui renferme une soixantaine de noyaux.

Notre espèce a des dimensions sensiblement égales à celles qui viennent d'être données ; sous la forme contractée, nous avons noté 130 μ sur 100 μ ; d'autres individus plus allongés ont une longueur de 230 μ sur 140 μ ; enfin la longueur sous la forme *limax* atteint 300 μ sur une largeur de 60 μ ; le noyau unique a 30 μ environ.

Ce qui nous a déterminé à placer cette espèce parmi les *Pelomyxa*, c'est sa forme peu variable et ses mouvements lents. D'ailleurs, à l'heure actuelle, il n'existe aucun caractère réellement constant pour ce genre *Pelomyxa*.

La description donnée par Greef du *P. palustris* permettait au début de séparer facilement les *Pelomyxa* des *Amœba* ; les individus du premier genre renfermaient de nombreux noyaux, des bâtonnets et des « corps brillants » ; il existait dans le cytoplasme une couche serrée d'alvéoles ; mais depuis, on a reconnu que le nombre des noyaux est variable et que les corps brillants peuvent manquer ainsi que les alvéoles.

(1) Penard : *Faune rhizopodique, loc. cit.*, p. 58.

Penard en est réduit à caractériser les *Pelomyxa* en ces termes : « Amibes à mouvements lents, toujours pourvues de bactéries symbiotiques. » Il est trop évident que la présence de bactéries symbiotiques ne suffit pas à limiter un genre ; on en est réduit provisoirement à considérer comme des *Pelomyxa* les grosses espèces d'Amibes dont la forme change peu et dont le mouvement est lent.

Nous rappellerons que, suivant Penard, le *Pelomyxa paradoxa*, qui a une taille de 100 à 150 μ, se présente sous deux formes, l'une à nombreux noyaux et l'autre à un seul noyau.

Les Amibes de notre espèce ne m'ont jamais présenté qu'un seul noyau très dense, chromatique, sans différenciation nette : tout au plus observe-t-on à la surface une zone étroite moins colorée que le reste.

Le protoplasma est dense et granuleux ; il renferme le plus souvent de très grosses Diatomées en nombre variable : celles-ci touchent par leurs deux extrémités à la surface du corps et produisent même parfois des saillies et des protubérances ; ces Diatomées sont entourées directement par le cytoplasme. En tout cas, nous n'avons pas vu de vacuoles alimentaires.

Cette espèce n'aurait présenté ici qu'un faible intérêt si elle n'avait fourni l'occasion d'établir le parasitisme de certaines formations qui ont donné lieu plusieurs fois à de singulières méprises.

Ainsi Leidy (1) a créé le genre *Ouramœba* pour deux Amibes terminées en arrière par des filaments « flexibles, cylindriques, tubulaires, inarticulés, ressemblant aux fils mycéliaux des champignons, parfaitement passifs, ni rétractiles, ni extensibles ». Plus tard, il envisage l'hypothèse de filaments mycéliens, mais il considère que la solution n'est pas définitive, car ces filaments ne prennent pas naissance

(1) Leidy : *Freshwater Rhizopodes of N. America*, 1879.

aux dépens d'un mycélium renfermé dans le plasma de l'animal.

Korotneff, de son côté, a décrit sous le nom de *Longicauda amœbina* (Pl. XXXV, fig. 3-6) une Amibe caractérisée par la présence de ramuscules dans sa partie caudale (1).

La queue, dit-il, est triple : ses trois parties sont complètement indépendantes et ont la forme des cornes ramifiées d'un œuf. La longueur de la queue est de 0 mm 001, avec une largeur moyenne de chaque branche de 0,002. Les ramuscules de la queue se présentent irrégulièrement courbés, ayant une largeur différente sur les différents points de leur parcours, et se terminant par des extrémités arrondies. Les ramuscules s'étranglent en forme de grains de chapelet, ce qui commence ordinairement par l'extrémité. Puis le contenu plasmique intérieur de ces épaississements se sépare et se transforme en de petites masses en forme de cubes qui changent bientôt leur consistance plasmique granuleuse et deviennent fortement réfringentes.

Ce savant rapprochait ces formations des tentacules et des suçoirs ramifiés non rétractiles des Acinétiens.

Penard a revu ces formations dans l'*Amœba nobilis*, qu'il considère maintenant comme la forme à nombreux noyaux de l'*A. nitida* uninucléée : il a cru constater que les filaments sont plongés dans le protoplasma pour 1/2 de leur longueur, avec un petit boyau basal ou une sorte de corne. Le plasma de l'extrémité, fragmenté, simule des partitions véritables, et chacune a généralement une encoche.

Ce savant se range à l'hypothèse du parasitisme ; il a d'ailleurs rencontré dans le *Pelomyxa tertia* de Grüber de très longs filaments formant la houppe caudale ; ils sont en nombre variable, en général peu considérable, droits, légèrement ondulés et souvent s'entre-croisant. Ce sont des

(1) Korotneff : *Arch. de zool. exp.*, vol. VIII, 1879-1880.

prolongements très fins, des dents ou fibrilles caudales ; ils semblent être comparables à une matière visqueuse qui se serait étirée en fils La longueur est variable, mais elle peut égaler celle de l'animal tout entier. Il faudrait voir dans ces filaments un caractère spécifique de l'espèce.

Il est certain que parmi les filaments décrits par les auteurs, il y en a de plusieurs sortes.

Une étude monographique devra faire nettement la différence entre les filaments d'aspect variable qui peuvent être produits par les Amibes et ceux qui sont réellement parasites.

Nous allons nous contenter ici de donner la *preuve du parasitisme* de certaines de ces formations à nature douteuse.

Elles s'étaient développées en assez grand nombre sur notre *Pelomyxa* ; nous avons observé plusieurs stades.

Sur l'une des Amibes, les filaments étaient encore jeunes pour la plupart (Pl. V, fig. 4); leur diamètre est de 2 à 3 μ ; ils sont cylindriques, non ramifiés ; les plus courts ne renfermaient encore qu'un noyau unique ; d'autres en possédaient deux : quelques-uns en avaient quatre. Ces noyaux, qui atteignent presque le diamètre des filaments, ont la structure ordinaire du noyau des mycètes ; ils ont un nucléole central, une membrane nucléaire et du nucléoplasme plus ou moins homogène ou granuleux ; le protoplasma montre des vacuoles entre les noyaux.

Ces formations sont, à notre avis, fixées à la surface du corps ; nous n'avons vu à ce niveau ni disque adhésif ni suçoir ; la base du filament plus ou moins rétrécie s'attache directement au corps de l'Amibe. Comme il est assez difficile de comprendre une fixation dans ces conditions, cette question de mode d'attache des filaments devra être revue.

La chose est d'autant plus importante qu'elle servira à déterminer si ces filaments sont réellement parasites à la façon des Chytridinées, ou s'il s'agit de simples commensaux.

Un point se trouve déjà nettement établi, grâce à la présence des noyaux; nous avons affaire à un organisme autonome qui a choisi cet habitat très particulier.

Nous allons maintenant étudier des états plus avancés : sur d'autres Amibes, nous avons rencontré des filaments dans lesquels le nombre des noyaux était de huit (Pl. V, fig. 3); il y avait eu par conséquent trois bipartitions successives; au delà de ce stade, nous avons rencontré un *bourgeonnement*.

La cellule provenant de ce bourgeonnement ne possède au début qu'un noyau. Nous pensons que cette cellule peut se détacher à cet état et constitue une spore qui reproduira l'organisme, mais nous avons vu, dans plusieurs cas, le bourgeon s'allonger, atteindre une longueur de 50 μ et montrer alors distinctement quatre noyaux (Pl. V, fig. 5). L'individu est alors formé de deux articles de longueur sensiblement égale et qui sont réunis par une partie très amincie. Dans ces individus à deux articles, la cellule terminale peut à son tour bourgeonner une spore analogue à celles que l'on rencontre comme premiers stades du développement.

Ces formations sont souvent au nombre de plus d'une douzaine, placées les unes à côté des autres à la partie postérieure des Amibes; celles-ci n'en continuent pas moins d'ingérer leur nourriture habituelle, c'est-à-dire de grosses Diatomées.

La structure du thalle, la reproduction par bourgeonnement, permettent de classer cet organisme parmi les Champignons; il est possible qu'ils appartiennent aux Ascomycètes; il faut attendre de nouvelles recherches avant de préciser davantage.

Nous devons maintenant nous demander si ce parasite des Amibes est identique à ceux qui avaient causé l'erreur de Leidy dans la création de son genre *Ouramœba* et celle de Korotneff pour son genre *Longicauda*.

N'ayant pu consulter le mémoire de Leidy, nous devons nous en tenir pour le premier cas à la description de Penard faite sur l'*Amœba nobilis*. Or, d'après cet auteur, le plasma de l'extrémité des filaments se fragmente, simulant des partitions véritables, et chacune a généralement une encoche. Que signifient ces partitions du cytoplasme ? S'agit-il de la formation de spores à l'intérieur d'un asque ? Toujours est-il que Penard ne signale pas l'existence d'un bourgeonnement. Si on voulait envisager l'hypothèse de l'identité des deux parasites — ce qui est improbable — il faudrait admettre que nous avons décrit le stade de multiplication asexuelle, alors que Penard aurait vu le stade ascosporé.

Les figures de Korotneff sont plus faciles à interpréter. « Les ramuscules s'étranglent en forme de grains de chapelet, ce qui commence ordinairement par l'extrémité. » Le parasite est bien une Mucédinée ; elle diffère de la nôtre par sa ramification rappelant la forme des cornes d'un cerf ; les grains de chapelet ne sont autre chose que des spores. Là également, il existe une différence profonde dans la fructification de nos deux espèces.

Leidy avait décrit sur une seconde Amibe, désignée par lui sous le nom d'*Ouramœba botulicauda*, des filaments que Penard a retrouvés sur l'*Amœba proteus* : selon ce dernier auteur, l'organisme appartiendrait à un cryptogame différent.

En résumé, nous pouvons affirmer maintenant que les formations filamenteuses rencontrées par divers auteurs sur les Amibes sont au moins pour une grande partie des Mucédinées.

Nous donnons à celle que nous avons étudiée sur le *Pelomyxa* le nom d'*Amœbophilus Penardi* ; provisoirement, afin d'éviter la création d'autres noms de genre, on pourra désigner celle de Korotneff sous le nom d'*Amœbophilus Korotneffi* sp. nov. ; la troisième espèce décrite par Pénard à la suite de Leidy sera l'*Amœbophilus caudatus*.

2e PARTIE

LES RHIZOPODES

Sans vouloir préjuger ici quels sont, parmi les organismes actuellement connus, ceux qui occupent les degrés les plus inférieurs de l'échelle des êtres, nous pouvons dire cependant que le groupe des Amibes qui vient d'être étudié doit être placé parmi ceux-là.

Si donc on considère le type Amibe comme un centre d'évolution, on peut faire rayonner autour de lui un certain nombre de lignées phylogénétiques qui sont loin d'avoir la même importance ; les unes s'arrêtent presque immédiatement ; les autres continuent un peu plus loin ; quelques-unes enfin peuvent être suivies sans trop d'interruption jusqu'aux êtres supérieurs. Occupons-nous tout d'abord des premières.

I. — Labyrinthuleæ.

Zopf place les *Labyrinthuleæ* à côté des *Acrasieæ* dans son groupe qui se trouve ainsi constitué :

Sorophoreen	I. *Acrasieæ*	Guttulinaceæ.	
		Dictyosteliaceæ.	
	II. *Labyrinthuleæ*	Labyrinthula.	
		Diplophrys.	

Il n'est pas douteux que les Acrasiées se relient au groupe des Amibes. Nous avons fait connaître autrefois un genre qui établit le passage (1). Le *Sappinia pedata*, à un certain moment, se présente sous la forme d'Amibes de grande taille que rien ne permet de différencier des espèces comprises

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des Acrasiées* (le Botaniste, 5e série, 1896).

dans le genre *Amœba* ; ce n'est que par l'ensemble de son développement, et surtout par les ressemblances qu'il présente avec les *Copromyxa*, que l'on est autorisé à le ranger parmi les Acrasiées.

Mais si, à la rigueur, pour la commodité de la classification, on peut réunir, comme le fait Zopf, les *Labyrinthuleæ* aux *Acrasieæ* dans un même groupe, il paraît certain que les deux familles ont des points de contact différents avec les Amibes : ils ne font pas partie de la même série évolutive.

Les Labyrinthulées sont des colonies d'Amibes dans lesquelles chaque cellule conserve une grande indépendance et s'enkyste individuellement ; on peut même dire qu'il n'existe pas de *véritables sores au sens précis du mot*.

Labyrinthula Zopfii sp. nov.

(Pl. VI, fig. 1-11.)

Le genre *Labyrinthula* a été créé par Cienkowski ; il comprend actuellement trois espèces dont deux sont marines : *L. vitellina* et *L. macrocystis*. La troisième espèce est le *L. Cienkowskii* qui vit dans l'eau douce en parasite sur les Vaucheries (1).

L'organisme que nous allons décrire ici est également une espèce d'eau douce; voici dans quelles conditions nous l'avons rencontrée.

Nous avions ensemencé un tube à essai contenant du liquide de Knop avec un *Chlamydomonas* : cette algue s'était développée à la surface du milieu nutritif et le long des parois du tube en formant une sorte de pellicule ou de voile ; celui-ci était constitué par des colonies palmelloïdes d'aspect analogue à un *Glœocystis* : les cellules de grosseur très variable étaient isolées dans une enveloppe gélatineuse ou réunies par deux, quatre, huit ou seize dans une enveloppe

(1) Zopf : *Zur Kenntniss der Labyrinthulen* (Beitr. z. Physiol. und Morph. niederer organismen, 1892).

commune, avec des enveloppes secondaires à stries concentriques. Lorsque ces cellules se transforment en zoospores, on en trouve naturellement de toutes dimensions : le chromatophore est en cloche ; le point oculiforme est placé assez bas ; chaque zoospore porte deux flagellums. En somme, il s'agit d'un *Chlamydomonas* du type *pulvisculus*, sans qu'on puisse le déterminer plus exactement en l'absence d'une copulation de gamètes (Pl. VI, fig. 10, 12).

C'est dans cette culture que nous avons rencontré les colonies du *Labyrinthula* ; nous ignorons si ce parasite est spécial aux *Chlamydomonas* ou s'il vit indifféremment aux dépens d'organismes divers. Les essais de contamination que nous avons tentés, en introduisant les spores et les colonies du *Labyrinthula* au milieu de cultures renfermant différentes algues, ne m'ont donné aucun résultat ; mais il faudrait répéter ces expériences en les variant, avant de conclure.

Les espèces de *Labyrinthula* sont considérées comme excessivement rares ; elles ne semblent guère avoir été vues que par ceux qui les ont découvertes.

Nous pouvons à ce sujet faire remarquer qu'il y a sans doute pour ces espèces une sorte de localisation d'habitat. Depuis plus de vingt ans, nous avons examiné très fréquemment soit à Caen, soit à Poitiers, de nombreuses espèces de *Chlamydomonas* et d'algues voisines ; nous avons noté soigneusement tous les parasites qui les attaquaient. Or nous n'étions pas à Paris depuis six mois que nous rencontrions dans nos cultures des êtres tout à fait nouveaux pour nous, et en particulier ce *Labyrinthula*.

Il faut d'ailleurs une certaine attention pour ne pas le confondre avec une petite Amibe et pour observer les colonies caractéristiques.

Si nous considérons le *Labyrinthula Cienkowskii* décrit par Zopf, nous voyons que les Amibes ont la forme d'un fuseau ; elles ne se déforment que pour s'allonger ou se

raccourcir ; chaque pôle se prolonge par un fil très fin et qui va s'unir au pôle d'une autre Amibe ; ces fils représentent des pseudopodes qui parfois aussi se développent sur les côtés de l'Amibe pour donner de nouvelles mailles en s'anastomosant. Les Amibes se déplacent sur le réseau, et Cienkowski considérait les fils comme une sécrétion gélatineuse destinée à guider les cellules dans leur marche ; mais Zopf a montré qu'il s'agissait de véritables pseudopodes.

Dans notre espèce, les Amibes sont moins régulièrement bipolaires ; elles ont fréquemment un contour étoilé ; les pseudopodes partant de chaque cellule sont en nombre variable (Pl. VI, fig. 1) ; on en trouve trois, quatre ou davantage ; ce ne sont point des fils raides, mais bien des prolongements du protoplasma de l'Amibe, qui s'allongent, rentrent dans le corps, se forment à une autre place, grossissent ou s'étirent en s'anastomosant de façon variable avec les pseudopodes voisins. Le corps de chaque Amibe se modifie aussi constamment, et nous avons dessiné les aspects successifs d'une colonie au cours d'une observation d'un quart d'heure environ ; on y remarque des changements lents dans la position des pseudopodes et dans le contour de chaque Amibe (Pl. VI, fig. 1-4). Assez souvent, nous avons vu se former le long d'un pseudopode principal des sortes de prolongements en lobes capités qui ne paraissent pas avoir de signification spéciale.

L'aspect des colonies, leur parasitisme sur des *Chlamydomonas* nous semblent justifier la création d'une espèce nouvelle, à laquelle nous désirons attacher le nom de Zopf.

Nous allons maintenant passer en revue la structure des cellules, le mode de nutrition des colonies et la reproduction.

La structure de chaque cellule est celle d'une Amibe à protoplasma réfringent, granuleux par place ; on y voit nettement une petite vacuole contractile qui apparaît et

disparaît deux ou trois fois par minute. Après fixation et coloration, on distingue dans chaque Amibe un noyau très petit, mais dans lequel on remarque cependant une membrane nucléaire et un nucléole.

Le mode de nutrition est plus difficile à déterminer. Zopf, qui a observé la pénétration des Amibes du *L. Cienkowskii* à l'intérieur des Vaucheries et la présence des plasmodes, soit dans les filaments, soit dans les oogones et les anthéridies, ne se prononce pas ; il ignore si les corpuscules chlorophylliens sont ingérés par les Amibes ; il a toujours vu celles-ci complètement incolores.

En résumant ce que l'on sait de la nutrition de ces êtres, Delage s'exprime de la manière suivante. La nourriture est capturée par les pseudopodes. Les Amibes pénètrent dans l'intérieur d'algues inférieures (Diatomées, Spirogyres) et les vident lentement. Peu à peu on voit les petites parcelles capturées rouler lentement le long des pseudopodes, entraînées sans doute par quelque courant protoplasmique invisible et arriver aux Amibes qui sans doute les retiennent (1).

La vérité, c'est qu'on ignore comment se fait la nutrition ; aussi avons-nous essayé d'arriver à des renseignements plus précis en ce qui concerne notre espèce.

Les Amibes, comme celles du *L. Cienkowskii*, sont capables de pénétrer au travers des membranes de l'hôte ; ici, elles franchissent l'enveloppe des colonies palmelloïdes de l'algue et perforent ensuite la membrane propre de chaque cellule ; on les trouve soit à l'intérieur des cellules, soit au contact ; elles incorporent les *granules chlorophylliens* dans leur protoplasma ; nous avons constaté la présence de ces granules non seulement dans les Amibes qui se trouvaient à l'intérieur des colonies palmelloïdes, mais également dans celles qui se trouvaient à l'extérieur (Pl. VI, fig. 1-10).

(1) Y. Delage : *La Cellule et les Protozoaires*, p. 80-81.

La nutrition des *Labyrinthula* comprend donc comme chez les Amibes ordinaires l'*introduction* à l'intérieur du corps de particules alimentaires solides ; nous avons même remarqué une fois une Amibe de la colonie qui montrait dans son protoplasma une cellule de *Chlorella vulgaris* qu'elle avait englobée tout entière (Pl. VI, fig. 8). Ce fait, si exceptionnel qu'il soit, semble montrer que le *Labyrinthula Zopfii* peut faire sa nourriture de plusieurs algues différentes.

La multiplication des Amibes se fait par simple bipartition, comme chez les autres espèces ; à ce moment le corps montre plus nettement la forme en fuseau (Pl. VI, fig. 9).

L'enkystement a lieu comme dans le *L. Cienkowskii* : chaque Amibe rentre ses pseudopodes, s'arrondit et s'entoure d'une membrane résistante ; le protoplasma est réfringent, presque homogène ; au centre, se trouve le petit noyau nucléole (Pl. VI, fig. 11).

Nous terminerons cette description par une simple remarque sur le mouvement des Amibes dans chaque colonie.

On admet que les Amibes, pour se déplacer, contractent et rentrent le pseudopode situé du côté où elles vont, allongent au contraire celui du côté où elles viennent ; Cienkowski, lui, pensait que les Amibes glissaient sur le réseau des fils ; il est vrai qu'il considérait ceux-ci comme étant le résultat d'une sécrétion gélatineuse.

Nous avons distingué deux sortes de mouvement ; dans l'un, c'est le corps même de l'Amibe qui s'allonge dans le sens du mouvement, mais nous avons aussi observé le glissement ; il est assez rapide. Il semble bien réellement que le corps se déplace le long du pseudopode sans que celui-ci s'allonge ou se contracte ; s'il en était autrement, nous aurions vu le pseudopode changer de diamètre soit en avant, soit en arrière, tandis qu'il ne fournissait, semble-t-il, qu'un point d'appui.

Le *Labyrinthula Zopfii* est très sensible aux phénomènes d'asphyxie ; lorsqu'on le conserve sous la lamelle, on voit les Amibes retirer leurs pseudopodes ; elles s'arrondissent

plus ou moins, se séparent les unes des autres, bourgeonnent irrégulièrement et, finalement, se séparent ; la vacuole contractile continue à fonctionner très longtemps. Il est probable que ce sont des conditions analogues qui amènent l'enkystement.

Avant de rencontrer cette espèce, nous avions dans des cultures de Bactéries ferrugineuses remarqué, après la fixation, un organisme formé par des colonies d'Amibes ; celles-ci entouraient la gaine des filaments de la Bactérie ; chaque Amibe possédait un noyau nucléole très petit. Cet organisme appartient évidemment au genre *Labyrinthula*, mais nous n'avons jamais réussi à l'observer vivant. Dans ces conditions, nous nous bornons à signaler sa présence et son habitat, laissant à d'autres observateurs le soin de vérifier s'il s'agit d'une espèce nouvelle (fig. 13-15).

Il y aurait intérêt également à mieux connaître le *Vampyrellidium vagans Zopf*, qui se nourrit aux dépens des Oscillariées.

II. — Arachnuleæ

On pourrait réunir sous ce nom, au moins provisoirement, tous ces genres d'Amœbiens réticulés que l'on considérait autrefois comme des Monères et qui font partie des *Reticulosa*, ordre I des *Nuda* de Rhumbler (1).

Ce sont les genres *Protogenes*, *Biomyxa*, *Arachnula*, *Pontomyxa*, *Protomyxa*, *Rhizoplasma*, *Dictiomyxa*, *Myxodictyum*.

Pris dans leur ensemble, ce sont des êtres intermédiaires entre les Amibes ordinaires et les Myxomycètes.

L'existence de noyaux n'a guère été signalée jusqu'ici que dans les *Pontomyxa* étudiés par Topsent, mais on ignore le mode de division.

Les véritables affinités des genres précédents ne pourront

(1) L. Rhumbler : *Systematische Zusammenstellung der recenten Reticulosa* (Archiv. f. Protist., Bd. III, p. 181).

être établies que lorsqu'on connaîtra mieux le développement et la structure de l'appareil nucléaire.

Le point de contact avec les Amibes est indiqué sans doute par des espèces analogues à l'*Amœba dumetosa* Penard, dans laquelle le corps s'efface parfois complètement, ne laissant voir que des bras dont quelques-uns s'anastomosent : les anastomoses ne sont pas de longue durée ; l'animal change continuellement de forme et présente d'une minute à l'autre les contours les plus divers (1).

L'union avec les Myxomycètes inférieurs se fera sans doute, d'autre part, avec des espèces analogues au *Gymnophrydium hyalinum* que nous avons décrit autrefois (2) : cette espèce vit au milieu des Oscillaires.

Cienkowski considérait les formes analogues comme de véritables plasmodes de Myxomycètes ; il en avait figuré une en particulier qui vit au milieu des *Tetraspora* (3) ; nous en avons fait autrefois une seconde espèce du genre *Gymnophrydium* sous le nom de *G. Cienkowskii* (4).

Nous avons revu un organisme analogue aux précédents : bien que l'espèce se nourrisse de Bactéries, nous ne la séparerons pas du *G. hyalinum*.

Gymnophrydium hyalinum Dang.

(Pl. VII, fig. 1-4).

Nous avons rencontré cette espèce deux fois dans nos nouvelles cultures : la première fois, elle se trouvait dans notre ancien laboratoire de Poitiers, au milieu de Flagellés et de divers Rhizopodes ; la seconde fois, elle s'est développée

(1) Penard : *Quelques nouveaux Rhizopodes d'eau douce* (Archiv. f. Protist., Bd. III, p. 393).

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur quelques maladies des Algues et des Animaux* (le Botaniste, 2e série, p. 246).

(3) Cienkowski : *Ueber einige Rhizopoden und verwandte Organismen* (Archiv. f. mikr. Anat., XII).

(4) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 248.

à Ségrie, dans une soucoupe où nous conservions des Desmidiées.

Cette espèce doit passer souvent inaperçue : il nous a fallu un examen attentif pour reconnaître sa nature.

Les trabécules de protaplasma qui limitent le réseau sont cylindriques et d'un diamètre régulier (Pl. VII, fig. 1) ; on les confondrait facilement, malgré l'absence de membrane, avec des filaments mycéliens, tellement leur forme se modifie peu et lentement. Le protoplasma est hyalin, et presque entièrement dépourvu de granulations ; on observe de place en place des vacuoles.

Le réseau formé par ces cordons cylindriques s'étendait suivant une large surface : de place en place, les branches se dichotomisaient pour entourer des colonies de microbes ; les terminaisons sont plus ou moins étalées en pinceau formé par des lobes irrégulièrement divisés.

D'après la façon dont ces branches entouraient les colonies de microbes, on peut être certain que l'espèce s'en nourrit ; mais nous n'avons jamais observé la pénétration des parcelles alimentaires à l'intérieur du protoplasma qui forme les mailles du réseau.

L'observation n'a pu être poussée très loin, car chaque fois, nous n'avons disposé que d'un seul individu.

Nous ne pouvions dans ces conditions songer à étudier le développement de cet organisme : tout au plus devions-nous espérer obtenir quelques détails sur sa structure.

Lorsqu'on observe sur le vivant le protoplasma du réseau, il semble qu'on ait affaire à une Monère ; mais l'existence des Monères est bien problématique et il serait imprudent ici comme ailleurs de se fier aux apparences.

La première fois, nous avons fixé notre unique échantillon sur la lamelle au moyen d'alcool absolu ; la coloration a été obtenue au moyen du picro-carmin ; dans ces conditions, les noyaux se voient bien : ils sont relativement gros, puisque leur diamètre atteint celui des cordons protoplas-

miques ; leur contour est ordinairement elliptique ; ils sont plus ou moins éloignés les uns des autres (Pl. VII, fig. 1).

Avec le picro-carmin, aucune différenciation intérieure n'était visible ; les noyaux paraissaient dépourvus de nucléole, avec un nucléoplasme dense, chromatique et sensiblement homogène ; c'est la grande sensibilité du nucléoplasme vis-à-vis du carmin qui masque le nucléole.

Avec l'hématoxyline, nous avons réussi à mettre en évidence, sur notre second échantillon, le nucléole des noyaux ; ceux-ci possèdent donc la structure ordinaire (Pl. VII, fig. 3-4).

III. — Thecamœbideæ

Le type des Thécamœbiens peut, d'après Delage, se définir de la manière suivante :

« Le corps mou de l'animal ne diffère de celui de l'Amibe qu'en deux points : 1° étant suffisamment protégé par la capsule, il n'a pas besoin de différencier à sa surface une couche protectrice ; aussi ne montre-t-il pas d'ectoplasme ; 2° dans tous les points où il est en contact avec la capsule, il ne peut ni émettre de pseudopodes ni capturer d'aliments ; aussi ces deux fonctions se limitent-elles à la région qui est en face de l'ouverture de la capsule. Cette capsule est une mince enveloppe formée de chitine ou d'une substance analogue, sécrétée par la surface du cytoplasme. Elle est continue en ce sens qu'elle n'a pas de pores microscopiques, et est munie d'une simple large ouverture appelée bouche, par où sort une partie du corps qui émet des pseudopodes.

L'animal rampe sur la bouche de sa capsule. Il peut, à l'occasion, se retirer complètement à son intérieur. Il arrive aussi quelquefois, mais très exceptionnellement, qu'il peut en sortir. Il ne lui est donc lié par aucun lien organique. Mais normalement, il ne la quitte point. Elle s'accroît avec lui par intussusception et il la conserve jusqu'à la mort. Pour se reproduire, il se retire à l'intérieur, se divise et l'un

des individus-filles garde l'ancienne capsule, tandis que l'autre en sort et s'en sécrète une nouvelle (1).

Comme dans toutes les descriptions où l'on veut schématiser, celle-ci renferme une part de vérité et d'erreur : on aura dailleurs une idée de toutes les inexactitudes accumulées par divers observateurs sur quelques genres de ce groupe lorsqu'on aura pris connaissance de nos recherches sur les deux genres *Cochliopodium* et *Arcella*.

Genre Cochliopodium.

Le genre *Cochliopodium* est placé ordinairement parmi les Thécamœbiens : c'est une des formes les plus simples. L'enveloppe présente des caractères variables suivant les espèces ; c'est une sorte de pellicule souple et mince qui suit le corps dans toutes ses déformations ; cette sorte de cuticule est parfois réticulée en une fine dentelle (*C. spumosum*), durcie en une peau pénétrée de petits grains amorphes (*C. ambiguum*) ou montre des lignes régulières de granulations (*C. bilimbosum*). Cette enveloppe peut être considérée comme chitineuse dans le *C. spumosum* où, d'après Penard, elle ne se dissout que lentement dans l'acide sulfurique : mais chez d'autres espèces, elle est de nature protoplasmique. La manière dont les pseudopodes sortent de l'enveloppe semble également présenter des différences notables chez les diverses espèces, et l'on est loin d'être fixé définitivement à ce sujet. On admet en général qu'il existe une sorte de large bouche comme chez les Arcelles ; c'est par là que les pseudopodes se montrent au dehors ; mais on a vu également les pseudopodes perforer, pour ainsi dire la membrane, pour s'ouvrir un passage : ils sont dans ce cas souvent entourés plus ou moins loin par la membrane qui leur sert de gaine ou d'étui.

(1) Yves Delage et Hérouard : *Loc. cit.*, p. 101-102.

On connaît très peu de choses sur le développement de ces êtres : aussi avons-nous profité d'une occasion favorable pour essayer d'étudier une espèce en détail avec les ressources que nous offre la méthode des cultures et celles de la technique histologique.

1° *Cochliopodium bilimbosum* Auerbach

(Pl. VIII, fig. 1-31.)

Nous rapportons à cette espèce une forme que nous avons obtenue en grande abondance dans les conditions suivantes: un flacon d'agar-agar nutritif avait été ensemencé avec le *Chlorella vulgaris* qui s'y était admirablement développé ; cette masse d'agar-agar ayant été ensuite transportée, avec les algues qu'elle contenait, dans de l'eau ordinaire, nous avons eu au bout de quelque temps une culture florissante de notre Amibe. Elle se trouvait seule avec des Bactéries et le *Chlorella vulgaris* dont elle faisait sa nourriture.

Il faut beaucoup d'attention pour distinguer cette espèce des Amibes ordinaires, et j'ai dû la rencontrer souvent mélangée à d'autres, sans me douter qu'il s'agissait d'un *Cochliopodium*.

Dans cette dernière culture en milieu nutritif, l'observation était plus facile, et je n'ai pas tardé à constater les principaux caractères du genre.

Les Amibes ont des mouvements lents : le corps est en général hémisphérique, mais il est susceptible de déformations assez étendues. A la base de l'hémisphère, se trouve une couche plus ou moins épaisse de protoplasma hyalin réfringent qui se prolonge en pseudopodes ordinairement peu nombreux : ce sont des sortes de digitations, des lobes, ou bien des prolongements en pointe. La membrane est tellement mince qu'on soupçonne à peine son existence sur le vivant : elle recouvre tout l'hémisphère au contact direct du protoplasma (Pl. VIII, fig. 1-5). Mais si on fait agir sur l'a-

nimal l'iode ou l'acide acétique, la membrane se sépare nettement du cytoplasme, et on peut alors distinguer à sa surface des ponctuations très fines disposées en ligne (Pl. VIII, fig. 19).

Le protoplasma renferme de nombreuses vacuoles : les unes sont des vacuoles ordinaires et les autres des vacuoles contractiles (Pl. VIII, fig. 18).

La nutrition se fait comme chez les autres Amibes par absorption à l'intérieur du corps de Bactéries et d'Algues ; nous avons remarqué plusieurs fois des *Chlorella* plus ou moins digérés au milieu du corps (Pl. VIII, fig. 17), mais les Bactéries formaient le fond de la nourriture.

Tous les individus sans exception renferment, en quantité plus ou moins grande, des corpuscules brillants dont nous ignorons la nature exacte et le rôle : ils sont disséminés irrégulièrement dans le cytoplasme ; les plus gros laissent voir une structure cristalline qui est celle d'un rhomboèdre ; les plus petits sont en bâtonnets ou en corpuscules mal définis. Sous l'action de l'acide acétique, ces formations disparaissent lentement en perdant peu à peu la netteté de leurs contours : ce sont probablement des cristalloïdes de nature protéique ; nous allons les retrouver dans les kystes (Pl. VIII, fig. 1-5.)

Lorsqu'on examine les Amibes après fixation et coloration, on aperçoit très nettement la structure vacuolaire ou alvéolaire du cytoplasme ; la membrane est également très nette sous forme d'une pellicule constituée par un protoplasme dense, homogène, coloré en rouge pâle par l'hématoxyline, et présentant tous les caractères de la substance qui constitue le fuseau chromatique.

On a bien signalé l'existence d'un noyau chez plusieurs espèces de *Cochliopodium* ; mais on ne sait rien de précis sur leur structure et on ignore leur mode de division.

Les individus sont, en général, uninucléés et le noyau occupe alors une position centrale ; mais si on examine un

grand nombre d'Amibes, on finit par en rencontrer beaucoup qui possèdent deux noyaux : la proportion est d'ailleurs variable avec les cultures ; nous avons trouvé en très petit nombre, il est vrai, des échantillons qui montraient trois noyaux dans le protoplasma (Pl. VIII, fig. 6-10).

La structure du noyau est la suivante : au centre, se trouve un gros nucléole chromatique et un large intervalle incolore s'étend entre ce nucléole et la membrane nucléaire.

Le nucléole devient plus ou moins spongieux, ou bien il se creuse en son centre et devient annulaire ; parfois il se fragmente.

De toute façon, à la prophase, ce nucléole disparaît progressivement, alors que des granules chromatiques apparaissent de plus en plus nettement dans le nucléoplasme (Pl. VIII, fig. 6, 7, 9) ; ces granulations ne sont autre chose que les futurs chromosomes.

La division est une téléomitose ; le noyau prend un contour elliptique pour fournir le fuseau achromatique (Pl. VIII, fig. 11-12) ; il semble que la substance de ce dernier résulte du mélange de la substance nucléolaire avec le nucléoplasme achromatique : il en résulte pour ce fuseau une structure dense et légèrement fibrillaire ; ce fuseau se termine à ses deux pôles par des extrémités obtuses qui sont en contact direct avec le cytoplasma finement alvéolaire de l'Amibe, sans qu'il y ait trace de centrosome ou d'aster.

Les chromosomes se placent à l'équateur du fuseau ; ils sont très petits, mais très distincts ; on en compte huit ou dix de profil ; le nombre total est approximativement de 22 à 24 (Pl. VIII, fig. 11-12).

A la métaphase, on voit les deux plans chromatiques contenant les chromosomes s'éloigner l'un de l'autre ; lorsqu'ils sont arrivés à une certaine distance, le fuseau se sépare en son milieu, qui se trouve envahi par le cytoplasme alvéolaire ; la substance achromatique continue d'entourer les deux plans de chromosomes (Pl. VIII, fig. 13-15).

Finalement une membrane nucléaire se forme autour de chaque groupe : la substance nucléolaire se condense à nouveau et les chromosomes, au moins en apparence, perdent peu à peu de leur individualité. Chaque noyau est revenu à sa structure normale.

Aucun étirement du corps de l'Amibe n'accompagnait la division nucléaire, et nous ignorons à quel moment se produit la bipartition.

J'ai pu observer la période d'enkystement dans cette espèce.

Le mouvement cesse peu à peu : à la surface du corps se voit une couche épaisse d'aspect gélatineux avec stries concentriques (Pl. VIII, fig. 21-23). Lorsque le kyste est complètement formé, on distingue à son intérieur un protoplasma incolore renfermant une quantité plus ou moins grande de ces granules brillants que nous avons déjà rencontrés dans les Amibes ; le noyau se voit nettement soit au centre de la sphère, soit sur le côté. La membrane du kyste peut être subdivisée en une exospore faiblement jaunâtre à stries concentriques et une endospore incolore ; la surface de l'exospore présente de petites granulations, analogues à celles qui recouvrent la membrane de l'Amibe. Cette enveloppe du kyste, traitée par l'iodure de potassium, montre une légère teinte acajou.

Comme la période d'enkystement est en même temps pour certains Amœbiens une période d'autogamie, il y avait intérêt à se rendre compte de la façon dont se comportaient les noyaux. La chose était d'autant plus nécessaire que l'espèce avait fourni dans nos cultures de nombreux individus à deux noyaux.

Nous croyons pouvoir affirmer qu'aucune fusion nucléaire n'accompagne l'enkystement : les individus s'enkystent avec le nombre de noyaux qu'ils possèdent, c'est-à-dire avec un ou plus rarement deux éléments nucléaires (Pl. VIII, fig. 24-27) ; le nucléole est spongieux, fibrillaire ou granuleux.

La germination de ces kystes n'a pu être suivie : lorsque le kyste est âgé, le cytoplasme subit un retrait et abandonne dans l'intervalle de la gélatine à stries concentriques (Pl. VIII, fig. 28-29).

Un parasite que nous avons identifié avec le *Nuclearia delicatula* s'est attaqué à ces kystes en même temps qu'il détruisait certaines algues vertes de la même culture (Pl. VIII, fig. 30-31).

Le fait est intéressant à citer, parce qu'il explique de nombreuses confusions faites par les auteurs dans l'étude des organismes inférieurs.

On reconnaîtra dans le mode de division nucléaire qui vient d'être décrit tous les caractères d'une téléomitose ordinaire.

2° *Arcella vulgaris* Ehrb.

(Pl. IX-XIII.)

Nos recherches sur l'*Arcella vulgaris* remontent à l'année 1903 : nous avons publié à cette époque une note préliminaire dans laquelle nous résumions les principaux résultats obtenus. Il nous paraît utile de remettre le contenu de cette note sous les yeux du lecteur : il se rendra ainsi mieux compte de la contribution personnelle que nous avons apportée à la connaissance de cet intéressant organisme.

« Nous avons signalé, il y a quelque temps, l'existence d'un Flagellé double possédant deux énergides d'origine différente ; nous proposions de désigner sous le nom de Diplozoaires les animaux qui présenteraient cette particularité (1) ; ce groupement, il est à peine besoin de le dire, est d'ordre biologique et non phylétique. Aux deux exemples déjà connus, nous pouvons aujourd'hui en ajouter un

(1) P.-A Dangeard : *L'organisation du Trepomomas agilis* (Comptes rendus, t. CXXXV, nº 26, p. 1366).

troisième, celui de l'*Arcella vulgaris*, qui, comme son nom l'indique, est une espèce des plus communes.

« Les traités généraux qui s'occupent de l'étude de cette espèce mentionnent la présence d'un nombre variable de noyaux dans le protoplasme ; ainsi Butschli (1) parle d'une grande quantité d'éléments nucléaires et Y. Delage (2) admet que ce nombre oscille entre quatre et trente-deux. En présence des résultats différents que nous avons obtenus, il n'est pas inutile de noter que nos cultures ont duré trois mois environ ; plusieurs milliers d'individus ont été examinés en préparations durables : nos conclusions semblent donc pouvoir être considérées comme ayant un caractère général.

« L'*Arcella vulgaris* a la forme d'un verre de montre ou, plus exactement, d'un béret dont les bords repliés en dedans limitent une ouverture circulaire par laquelle sort un gros pseudopode ramifié ; dans la cavité générale, remplie de cytoplasme, se trouvent deux très gros noyaux ; ils sont ordinairement situés, dans la gouttière circulaire, aux deux extrémités d'un même diamètre ; dans certaines cultures, tous les individus, sans exception, possèdent cette organisation ; dans d'autres cultures, on rencontre parfois des cellules ayant trois, quatre, ou même six noyaux ; mais il est bon de remarquer que la proportion de ces cas anormaux était inférieure à 1 pour 100 ; ces modifications sont, à n'en pas douter, du même genre que celles qui sont fréquentes dans les cellules des tissus âgés ; mais elles ne peuvent entrer en ligne de compte dans la considération d'une structure normale.

« L'*Arcella vulgaris* se multiplie par une sorte de bourgeonnement ; une partie du cytoplasme sort par l'ouverture circulaire, s'arrondit et forme bientôt une cellule-fille symé-

(1) Butschli : *Protozoa*, 183.

(2) Y. Delage : *La cellule et les Protozoaires*, p. 103.

trique de la cellule-mère, avec des dimensions beaucoup plus faibles.

« Lorsqu'un individu se dispose à la division, ses deux noyaux sont au stade de la prophase ; à l'état de repos, ils sont constitués par une membrane nucléaire, un très gros nucléole central et du nucléoplasme réticulé ; à la prophase, le nucléole a perdu ses limites, comme s'il se dissolvait peu à peu, et sa substance s'est accumulée aux pôles en deux calottes achromatiques hémisphériques ; elles sont réunies par un fuseau achromatique à stries nombreuses ; on distingue dans le plan équatorial des granulations chromatiques assez nombreuses qui représentent les chromosomes. L'existence des deux calottes polaires donne l'impression d'un stade tonnelet ; cette apparence a trompé Gruber, qui n'a pas vu les chromosomes. Lorsque la séparation de ceux-ci est effectuée, le noyau, qui avait conservé sa forme jusque-là, commence à s'allonger en tonnelet, et bientôt les chromosomes cessent d'être visibles.

« A ce moment, la cellule-fille est déjà recouverte d'une membrane : elle reste en communication avec la cellule-mère par un gros cordon de protoplasme : c'est dans ce cordon que s'engagent simultanément les extrémités polaires des deux fuseaux ; ceux-ci ont pris la forme d'haltères ; la rupture se fait au milieu et les nouveaux noyaux se reconstituent.

« Il résulte de cette description que les noyaux de l'*Arcella vulgaris* se comportent comme ceux du *Trepomonas* et des Urédinées : les noyaux d'une même cellule appartiennent à deux lignées parallèles indépendantes. L'avenir nous dira si cette constitution si intéressante aura, comme chez les champignons basidiomycètes, sa répercussion sur le mode de reproduction sexuelle (1.) »

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des Diplozoaires* (Comptes rendus Acad. sc., nº 12, t. CXXXVI, 1903).

Plusieurs mémoires importants ont été publiés, depuis cette note, sur l'*Arcella vulgaris* : en les lisant, ceux qui sont peu familiarisés avec l'étude des organismes inférieurs pourraient croire que l'exposé détaillé des observations que nous avons faites en 1903 n'a plus aucune sorte d'intérêt.

Cependant nous nous trouvons en face d'une tâche autrement ingrate que si notre mémoire eût paru à son heure : nous avons non seulement à exposer nos résultats, mais il nous faut encore chercher à rectifier ceux des autres. Et il est certain, ainsi que nous allons le montrer, qu'on a compliqué et embrouillé comme à plaisir le cycle du développement de l'*Arcella vulgaris*.

On en jugera par le schéma suivant qui nous est donné par Boris Swarczewsky ; d'après ses observations et celles qu'il a collectionnées dans la littérature, voici quel serait le cycle du développement de l'*Arcella vulgaris* :

1° La forme végétative, qui renferme ordinairement deux « noyaux primaires » et un « chromidium » bien développé, se divise de temps en temps suivant le mode connu par bipartition.

2° De temps en temps, l'animal donne naissance à quelques bourgeons ou à toute une série de bourgeons, qui par croissance et sécrétion d'une coque fournissent la forme normale ; ce mode de reproduction est « l'agamogonie ».

3° Après toute une série de divisions et d'agamogonie, survient une nouvelle période : celle de la gamogonie. Les anisogamètes formés copulent et l'œuf ou copula arrive par croissance et sécrétion d'une coque à la forme normale.

4° A l'automne, se produit un deuxième mode de reproduction sexuelle, la « chromidiogamie » ; le résultat de ce processus est la production d'une nouvelle période d'agamogonie (1).

(1) Boris Swarczewsky : *Uber die Fortpfl. bei Arcella vulgaris* (Archiv. f. Prot., Bd. XII, p. 202-204).

Boris Swarczewsky a résumé dans un dessin les phases successives de ce développement.

On remarquera qu'aux divers stades du développement, sauf à la simple bipartition, les deux noyaux primaires ne sont pas utilisés ; l'ancien adage : *Omnis nucleus a nucleo* ne serait plus vrai ; des noyaux secondaires prendraient naissance aux dépens du réseau chromidial.

Ce cycle du développement est tellement extraordinaire qu'il faudrait pour l'admettre d'autres arguments et d'autres faits que ceux qui nous sont fournis. En examinant ces derniers avec une scrupuleuse attention, il devient évident que les auteurs ont commis de regrettables confusions et qu'ils ont été induits en erreur par des phénomènes de parasitisme.

Il est extrêmement difficile dans ces conditions de faire la part de l'erreur et de la vérité, et nous trouvons chose très délicate l'obligation où nous sommes de combattre la manière de voir de savants éminents.

Il semble bien que le point de départ des erreurs que nous aurons à rectifier, au sujet de l'*Arcella vulgaris*, soit la théorie du réseau chromidial et des chromidies, due à R. Hertwig (1). Cette théorie, exposée magistralement par son auteur dans le premier volume des *Archives F. Protistenkunde*, créait une terminologie qui a été adoptée par tous ceux qui s'occupent des organismes inférieurs ; mais cette théorie en même temps cherchait à établir entre ces chromidies et les noyaux des relations de parenté qui sont loin d'être prouvées dans tous les cas. A cet égard, les élèves ont été plus loin que le maître ; il n'est pas trop tôt de réagir si l'on veut conserver en science la séparation qui doit exister entre le domaine des faits établis et celui des hypothèses.

(1) R. Hertwig : *Die Protozoen und die Zelltheorie* (Archiv. f Protist., Bd. I, 1902).

En consultant l'historique donné par Boris Swarczewsky, nous voyons que Butschli, Buck, Cattaneo, avaient observé la sortie d'organismes amiboïdes par l'ouverture buccale des *Arcella* ; pour Butschli la formation de ces corps était la conséquence d'une conjugaison de deux ou trois individus ; l'observation, ayant été faite sur le vivant, ne permettait de saisir aucun des détails internes de structure correspondant soit à la conjugaison, soit à la production des germes.

La théorie des chromidies va maintenant entrer en ligne, d'abord timidement, puis sans réserve, et elle va nous conduire aux conclusions les moins vraisemblables.

R. Hertwig avait en 1899 (1) montré qu'il existe chez les *Arcella*, en dehors du noyau et du protoplasma ordinaire, une autre substance qui se distingue déjà après l'action des réactifs fixateurs, tels que le liquide de Flemming, l'acide acétique, etc ; le carmin boracique la colore d'une façon intensive, comme la chromatine. Hertwig, en 1902 (2), désigne cette partie sous le nom de « réseau chromidial ». Ce réseau forme, en général, un anneau à la périphérie du corps des Arcelles, mais il peut s'étendre aussi dans le protoplasma en masses irrégulières ou en amas plus ou moins gros analogues aux chromidies de l'*Actinosphaerium*. Le réseau chromidial et le réseau protoplasmique se confondent dans les kystes dont le contenu présente un aspect homogène.

Hertwig va plus loin ; il décrit la formation de noyaux secondaires aux dépens de ce réseau chromidial ; l'*Arcella vulgaris* possède deux gros noyaux qui sont les noyaux primaires ; ceux-ci entrent en dégénérescence au moment où naissent les noyaux secondaires, et l'organisme passe ainsi de la structure à deux noyaux à la structure à nombreux

(1) R. Hertwig : *Uber Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris* (Festschr. zum 70 Geburtstage von C. v Kupffer, Iéna, 1899).

(2) R. Hertwig : *Die Protozoen, loc. cit.*

noyaux. « Aus den beschriebenen Befunden schliesse ich, das die vielkernigen Arcellen aus den zweikernigen hervorgehem, in dem sich aus dem Chromatinnetz eine neue Generation von sekundarkerne entwickelt, wahrend die beiden Primarkerne sich zuruckbilden (1). »

Cette conclusion était grosse de conséquences ; elle visait l'autonomie même du noyau dans la cellule en le faisant naître du réseau chromidial, en dehors de toutes les règles de filiation constatées jusque-là.

Hertwig émet l'hypothèse que la formation des corps amiboïdes vus par Butschli et qui sortaient du corps de l'Arcelle, est en relation directe avec la naissance des noyaux secondaires.

Awerinzew cherche à confirmer cette idée (2) ; il décrit deux sortes de corps amiboïdes, des macroamibes et des microabides, qui auraient pour noyaux des noyaux secondaires ; il se produirait une copulation qui serait le point de départ d'une nouvelle génération.

Le cycle du développement de l'*Arcella vulgaris* va ainsi se compliquer de plus en plus (3).

W. Elpatiewsky, après avoir étudié la multiplication normale sous le titre *die vegetative Vermehrung durch Teilung*, décrit encore deux autres modes de reproduction : 1° une reproduction par pseudopodiospores ; 2° la reproduction par mâcro et microamibes.

Nous pouvons dès maintenant dire pourquoi nous ne saurions admettre, même comme hypothèse, la prétendue reproduction par pseudopodiospores ; il nous suffira de faire quelques citations.

La formation des pseudopodiospores n'intéresse pas tout

(1) La citation est faite d'après Boris Swarczewsky, *loc. cit.*, p. 174.

(2) Awerinzew : *Die Struktur und die chem. Zusamm. der Gehaüse bei den Suss wasserrhizopoden* (Archiv. f. Pr , Bd. VIII. 1906).

(3) Elpatiewsky : *Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris* (Arch. f. Protistenk., Bd. X, 1907)

le corps de l'individu ; une plus ou moins grande partie du protoplasma reste inutilisée ; dans ce résidu, on retrouve les deux noyaux ordinaires.

Les pseudopodiospores ne sont pas de la même grosseur et elles se forment non en même temps, mais les unes après les autres.

A ces caractères donnés par l'auteur, il n'est pas difficile de reconnaître un parasite du protoplasma qui laisse à l'intérieur de la coque, lorsqu'il l'abandonne, des résidus en plus ou moins grande abondance.

La chose devient certaine lorsqu'on voit faire intervenir le réseau chromidial pour la naissance du noyau des pseudopodiospores : « Aus dem oben geschilderten Verhalten des Chromidiums wahrend der Pseudopodiosporenbildung folgt demnach, das derselben keine Bildung von Sekundarkernen vorangeht, sowie dass die Kerne der Pseudopodiosporen sich aus dem Chromidialschollen differenzieren und zwar erst nachdem durch eine helle Plasmazone der Korper der zukunftigen Amöbe genau um grenzt ist (1). »

Si nous ajoutons que la prétendue reproduction sexuelle par macro et microamibes repose sur des apparences de même nature et des faits analogues, on sera de suite fixé sur la valeur de ces observations.

Aussi, nous n'avons guère le courage de discuter les nouveaux stades de développement que Boris Swarczewsky vient encore ajouter aux précédents (2).

C'est d'abord un bourgeonnement qui pendant toute la vie de l'Arcelle fournit de petites Amibes. Puis c'est la « chromidiogamie », dans laquelle deux individus s'accouplent ; le contenu de l'un passe presque entièrement dans l'autre ; il se produirait une fusion des substances chromatiques après dégénérescence des noyaux primaires et disso-

(1) W. Elpatiewsky : *Loc. cit.*, p. 450.
(2) Boris Swarczewsky : *Loc. cit.*, p. 179, 192.

lution du réseau chromidial. L'explication de toutes ces erreurs sera donnée plus loin : l'auteur est d'ailleurs passé près de la vérité sans la voir. Ainsi, en cherchant à confirmer les résultats d'Elpatiewsky sur la reproduction par pseudopodiospores ou agamogonie, il constate la ressemblance des agamètes avec les *Nuclearia* qui sont des parasites bien connus ; il va plus loin, puisqu'il en décrit l'enkystement, semblable à celui des *Nuclearia* (1) !!

Nous avons étudié cette espèce en 1903 sur une culture très florissante obtenue avec une infusion contenant de la mie de pain : elle se trouvait avec plusieurs espèces d'infusoires ciliés et une quantité considérable de *Chilomonas Paramœcium*.

Les Arcelles se sont multipliées dans cette culture avec une telle abondance que nous avons pu disposer de plusieurs milliers d'individus.

Chaque individu comprend une enveloppe hémisphérique qui renferme le protoplasma et ordinairement deux noyaux.

L'enveloppe constitue une sorte de coque plus ou moins aplatie dont les bords sont relevés vers l'intérieur, et limitent une grande ouverture circulaire par laquelle le protoplasma peut s'étendre au dehors ; les bords de l'ouverture sont souvent eux-mêmes recourbés plus ou moins (Pl IX, fig. 1-3.)

Les dimensions sont très variables ; le diamètre est ordinairement de 60 μ environ, mais il atteint parfois 80 μ et davantage ; on trouve par contre de petits individus avec un diamètre de 35 à 40 μ (Pl. IX, fig. 4-5).

Ces différences de taille n'ont rien qui puisse surprendre ; en effet, la multiplication ayant lieu par une sorte de bourgeonnement, la grosseur de la cellule-fille sera, dès sa formation et selon les circonstances, supérieure ou inférieure à celle de la cellule-mère ; la grosseur des individus n'a

(1) *Loc. cit.*, p. 188.

rien à voir d'une manière générale avec leur âge ; autrement, il serait difficile d'expliquer la structure particulière de la membrane.

La couleur de la coque des Arcelles est jaune ou brune sur les individus adultes ; elle montre, vue de face, un réseau hexagonal très régulier, et de profil des lignes perpendiculaires à la surface correspondantes aux mailles du réseau. L'aspect est donc celui que présenterait une quantité de petits prismes hexagonaux rangés à côté les uns des autres.

Outre cette membrane composée, il en existerait une seconde, plus interne, très fine et sans structure qui tapisserait la première.

D'après Awerinzew (1), on pourrait isoler les prismes par l'action de la pepsine et celle de l'acide oxalique étendu. Avec de l'acide oxalique concentré, la couche formée par les prismes disparaît entièrement, et il ne reste plus qu'une membrane mince incolore. L'auteur conclut de ses expériences que la couche prismatique est formée de petits éléments sphériques réunis par un ciment et devenus polyédriques par pression ; les deux enveloppes apparaîtraient simultanément.

Boris Swarczewsky a une opinion différente (2) ; la membrane incolore se différencierait la première, et la couche prismatique serait un produit d'excrétion qui filtrerait en forme de gouttelettes au travers de la première membrane.

Nos recherches sur ce point ne sont pas assez complètes pour que nous puissions donner une opinion définitive ; elles pourront cependant servir à élucider la question.

Au moment où le jeune bourgeon se forme, avant même qu'il ait reçu les deux noyaux qui lui sont destinés, le protoplasma se recouvre d'une mince membrane incolore (Pl. X, fig. 5-9) ; celle-ci ressemble à une membrane végétale, et

(1) Awerinzew : *Loc. cit.*

(2) Boris Swarczewsky : *Loc. cit.*, p. 191.

comme elle, se montre susceptible d'extension, puisque le bourgeon n'a pas atteint sa taille définitive. Il n'existe pas alors la moindre trace de la couche prismatique.

On peut donc affirmer déjà que les deux membranes *ne se forment pas simultanément.*

Nous sommes beaucoup plus perplexe au sujet de l'origine de la couche prismatique. Est-ce un produit de sécrétion qui filtre au travers de cette première membrane et s'amasse en gouttelettes destinées à produire les prismes ?

Cela nous semble assez peu probable, et voici l'hypothèse qui nous semble devoir retenir l'attention.

Nous pensons que la première membrane incolore reste toujours externe ; la couche prismatique n'apparaîtrait que vers la fin de la croissance. A ce moment, et ceci est un fait indiscutable que nous avons constaté, la couche superficielle du protoplasma est nettement réticulée ; la grandeur des mailles correspond exactement à celle du réseau de la couche prismatique. On serait ainsi facilement conduit à admettre que la couche prismatique provient d'une transformation directe de la pellicule protoplasmique superficielle à structure réticulée (1).

Le protoplasma sur les individus adultes ne paraît pas remplir complètement la coque ; il en est séparé par un intervalle plus ou moins large incolore. Il est certain que la fixation exagère cette disposition ; mais celle-ci existe cependant au moins assez souvent, ainsi qu'on peut le vérifier, au moment de la bipartition, par l'aspect différent de la cellule-mère et de la cellule-fille.

La structure du protoplasma est réticulée vacuolaire sur les individus adultes ; à la périphérie, on voit une couronne de protoplasma chromatique qui correspond au réseau chromidial (Pl. IX, fig. 2) ; les noyaux sont situés dans cette couche où ils proéminent plus ou moins à cause de leur

(1) Consulter aussi Pénard : *Faune rhizopodique du lac Léman*, p. 395.

gros volume ; cette substance chromatique se comporte d'une façon très irrégulière comme répartition dans la cellule et comme quantité ; à la bipartition, on ne la distingue que peu ou point du cytoplasme ordinaire ; chez les individus en pleine activité nutritive, elle se montre au contraire très nettement.

Nous ne voyons aucun inconvénient à conserver le nom de réseau chromidial à cette formation, à condition toutefois qu'on cesse de lui attribuer la propriété d'engendrer directement des éléments nucléaires. Il s'agit simplement de protoplasma chromatique, sans qu'on puisse jusqu'ici spécifier exactement les causes de cette chromaticité; nous serons d'ailleurs plus à même de traiter cette question avec d'autres cas analogues dans nos conclusions générales.

La portion plus centrale du protoplasma est achromatique ; elle renferme, selon les individus, un plus ou moins grand nombre de vacuoles de diverses grandeurs ; beaucoup de ces vacuoles sont destinées à la nutrition ; elles renferment des proies ingérées par l'animal ; ce sont des Infusoires, des Flagellés, etc. ; dans notre culture, le *Chilomonas Paramœcium* constituait la meilleure partie de la nourriture absorbée (Pl. IX, fig. 2, 9). On trouve ces proies à des états différents de décomposition, ce qui fait que leur protoplasma et leur noyau réagissent de façon variable à ces divers stades de la digestion. Outre les vacuoles digestives, il en existe aussi de grandes qui ne renferment aucune trace d'aliment.

Si l'on réfléchit que le protoplasma des Arcelles peut renfermer, en plus des proies ingérées, des parasites qui l'attaquent, s'y multiplient et abandonnent la coque après l'avoir plus ou moins entièrement vidée, on aura l'explication de la plupart des figures sur lesquelles les auteurs ont appuyé leurs conceptions du développement.

En ce qui nous concerne, nous n'avons pas vu chez l'Arcelle, disons-le tout de suite, d'autre mode de multiplication que la bipartition ou bourgeonnement.

La plupart des individus, dans l'*Arcella vulgaris*, possèdent deux noyaux ; nous indiquerons plus loin les exceptions à cette structure que l'on peut considérer comme normale.

Les noyaux sont situés à la périphérie du corps dans le réseau chromidial, et assez fréquemment au voisinage de la gouttière formée par le rebord de la coque ; ils occupent, en général, l'extrémité d'un même diamètre (Pl. IX, fig. 1-3).

Le diamètre de ces noyaux est en relation assez étroite avec la grosseur des individus ; il est en moyenne de 12 μ environ ; mais on en trouve de beaucoup plus gros et aussi de beaucoup plus petits.

La structure de ces noyaux au stade de repos est la suivante ; une membrane nucléaire, un gros nucléole central dense, chromatique et un large intervalle incolore ; celui-ci renferme une substance achromatique à travers laquelle on distingue avec de bonnes colorations un réseau de trabécules. On met aussi en évidence dans beaucoup de ces noyaux une quantité plus ou moins grande de granules chromatiques.

En dehors de ces individus à deux noyaux, on en rencontre quelques-uns qui possèdent régulièrement quatre noyaux (Pl. IX, fig. 9).

Les individus qui possèdent soit trois noyaux, soit un seul, étaient rares dans nos cultures (Pl. IX, fig. 7-8) ; il en était de même de ceux chez lesquels ce nombre atteignait six (Pl. IX, fig. 10).

Il existe une certaine relation entre le nombre des noyaux et la grosseur de la coque, mais elle comporte de nombreuses exceptions.

Cette question du nombre variable des noyaux chez l'*Arcella* est pleine d'intérêt, mais elle a été obscurcie comme à plaisir.

En 1899, R. Hertwig (1) distingue les noyaux des Arcelles

(1) R. Hertwig : *Loc. cit.*

binucléées sous le nom de noyaux primaires et il appelle noyaux secondaires ceux des Arcelles multinucléées ; il attribue à l'*Arcella vulgaris* un chiffre de noyaux qui peut aller jusqu'à 39. La distinction des noyaux primaires et des noyaux secondaires repose sur une différence d'origine ; les noyaux secondaires ne proviennent point par division des noyaux primaires ; ils naissent aux dépens du réseau chromidial, alors que les noyaux primaires entrent en dégénérescence. Ces noyaux secondaires auraient aussi une structure différente des premiers ; ils seraient toujours plus petits ; ils n'auraient pas de membrane nette et leur nucléole serait peu distinct du réseau nucléaire.

En 1903, nous avons établi que le nombre normal des noyaux est de deux ; ce nombre se conserve dans les nouveaux individus à la suite d'une division simultanée de ces deux noyaux.

Il est intéressant de noter que quelques individus ont quatre noyaux qu'ils transmettent également à la cellule-fille par division simultanée (Pl. XII, fig. 5).

Cette observation est précieuse, car elle permet de se rendre compte comment un stade multinucléé obtenu accidentellement peut se transmettre ensuite régulièrement aux descendants.

Elpatiewsky, qui a confirmé nos résultats sur la bipartition ordinaire, n'a pas réussi en ce qui concerne les individus multinucléés : « Welche Bedeutung der Vielkernigkeit zuzuschreiben ist, diese Frage bleibt offen. Ebenso kann ich nicht definitiv entscheiden, ob vegetative Vermehrung auch bei vielkernigen Stadium stattfindet, jedenfalls habe ich sie nur bei zweikernigen Tieren beobachtet (1). »

Il n'est pas douteux pour nous, après ce que nous avons vu pour le type à quatre énergides, que les Arcelles à 6 noyaux étudiées par Martini transmettaient également leurs

(1) Elpatiewsky : *Loc. cit.*, p. 445.

noyaux aux cellules-filles par division simultanée (1) ; nous avons retrouvé quelques-uns de ces individus, mais ils étaient trop peu nombreux pour que nous puissions songer à suivre leur bipartition (Pl. IX, fig. 10).

Nous ne trouvons aucune difficulté pour expliquer les variations accidentelles du nombre des noyaux chez l'*Arcella vulgaris*.

Nous pouvons partir du type à un seul noyau, bien qu'il soit rare ; il est extrêmement probable que l'*Arcella vulgaris*, comme beaucoup des organismes voisins, n'avait primitivement qu'un noyau.

L'*Arcella vulgaris* du type uninucléé divise ce noyau au moment de la formation du bourgeon et transmet l'une des moitiés à la cellule-fille, ainsi que nous l'avons constaté (Pl. XII, fig. 6-7).

Mais la forme de la coque est telle que le noyau destiné au bourgeon est facilement retenu dans la cellule-mère ; celle-ci sera alors du type normal à deux énergides. On peut d'ailleurs admettre tout aussi bien, d'après ce que l'on sait des Amibes, que le noyau se divise parfois dans la cellule sans qu'il y ait bipartition du corps.

On passe de la même façon aux individus possédant un plus grand nombre d'énergides.

Un phénomène de dégénérescence portant sur certains noyaux amène parfois la réduction de leur nombre (Pl. XIII, fig. 6).

Hertwig et les auteurs qui l'ont suivi ont bien signalé la disparition progressive des noyaux ; mais comme cette disparition était liée à certains phénomènes que nous attribuons au parasitisme, ce n'est pas de cette dégénérescence que nous voulons parler.

Nous avons rencontré un individu du type normal en

(1) E. Martini : *Beobachtungen an Arcella vulgaris* (Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. LXXIX).

bipartition ; l'un des noyaux était à la prophase ; le second noyau était réduit à un amas chromatique irrégulier ; par suite de cette dégénérescence, le type uninucléé primitif se trouvait reproduit à la fois pour la cellule-mère et le bourgeon (Pl. XIII, fig. 6).

Nous avons également observé un individu de grande taille à propos duquel se pose un problème difficile à résoudre.

La coque renfermait trois noyaux : à droite, se trouvait un très gros noyau ; de l'autre côté, deux noyaux plus petits étaient réunis latéralement par leur nucléoplasme. L'idée qui vient immédiatement à l'esprit est de supposer que l'individu possédait d'abord quatre énergides destinées à se fusionner par deux ; la réunion serait encore incomplète du côté gauche.

Nous aurions affaire alors à une réduction du nombre des noyaux par autogamie ; la chose serait conforme à ce que nous savons des phénomènes sexuels dans le cas de mitoses conjuguées. Est-il besoin de dire cependant qu'avant d'admettre une pareille interprétation, il faudrait établir la constance d'un pareil phénomène et en suivre les résultats.

Les noyaux, quel que soit leur nombre, sont ordinairement placés dans la cellule à leur maximum d'éloignement ; aux extrémités d'un même diamètre avec le nombre 2, aux angles d'un triangle, d'un carré ou d'un hexagone pour les chiffres 3, 4, 6. Les exceptions à cette règle au sens large sont en somme assez rares.

On rencontre assez fréquemment des individus dont la coque est plus ou moins déformée, et cela avec un nombre de noyaux variant de 2 à 4 ou davantage.

Ainsi la coque a parfois son sillon périphérique développé ; la bouche est alors reportée au fond d'une sorte de puits (Pl. XII, fig. 8) ; l'Arcelle, dans ce cas, au lieu d'être aplatie, exagère sa forme hémisphérique.

D'autres fois, le sillon périphérique montre des ondula-

tions ; le rebord se contourne de façon variable (Pl. XIII, fig. 1-3).

Enfin, dans quelques cas, il semblerait que le bourgeon ait soudé sa coque à celle de la cellule-mère (Pl. XIII, fig. 5).

Tous les noyaux dont nous venons de parler ont une structure identique ; non seulement nous ne faisons pas la distinction établie par Hertwig entre les deux noyaux dits primaires et les noyaux secondaires, mais nous avons la conviction qu'il n'existe qu'une seule sorte de noyaux dérivant les uns des autres par mitose dans les conditions que nous avons indiquées.

Quant à la genèse des prétendus noyaux secondaires aux dépens du réseau chromidial tel qu'elle est admise par R. Hertwig, Elpatiewsky, Boris Swarczewsky, etc., nous dirons que ces différents auteurs ont été trompés par des apparences dues à l'ingestion de proies de nature variable, et aussi par le parasitisme ; cette origine des noyaux était trop exceptionnelle pour être exacte.

Les Arcelles se multiplient par bipartition ; cette bipartition se fait sous la forme d'un bourgeonnement qui a été décrit très exactement au point de vue morphologique, dès 1875, par R. Hertwig et E. Lesser : les détails histologiques du phénomène ont été résumés dans notre travail préliminaire de 1903.

Ce mode de reproduction a été étudié depuis par différents auteurs : Boris Swarczewsky est celui qui a vu le plus exactement la division du noyau ; il a suivi de près notre propre description ; mais son travail renferme quelques lacunes ; d'autre part ses figures du noyau en division sont isolées de telle façon qu'il est impossible de se rendre compte des rapports entre la division cellulaire et les mitoses. A cet égard, le mémoire d'Elpatiewsky est plus instructif ; malheureusement cet auteur n'a pas su interpréter exactement les stades d'ailleurs peu nombreux qu'il a rencontrés.

Nous nous trouvons ainsi dans l'obligation de développer nos résultats de 1903, en y joignant des figures à l'appui.

Le protoplasma de l'Arcelle subit avant la division une épuration ; il se débarrasse des résidus de la digestion ; mais cette règle comporte cependant quelques exceptions, car nous avons parfois rencontré, soit dans la cellule-mère, soit dans le bourgeon, soit dans les deux à la fois, des inclusions à l'intérieur de vacuoles alimentaires. Il n'en est pas moins vrai qu'en général le cytoplasme est libre de tout résidu ; il est finement granuleux et de structure réticulée-alvéolaire, avec çà et là de grandes vacuoles ; le réseau chromidial a disparu.

La division commence par la formation du bourgeon ; une partie du cytoplasme sort par la bouche de l'Arcelle et s'arrondit en une masse hémisphérique qui va se recouvrir bientôt d'une fine membrane incolore (Pl. X, fig. 1-4).

C'est pendant ce bourgeonnement que les deux noyaux entrent simultanément en division ; ils vont passer ensemble par les mêmes stades, de sorte qu'il s'agit bien d'une division conjuguée.

Chaque noyau, exactement sphérique, augmente sensiblement de volume ; le gros nucléole central semble s'être dissous dans la masse du nucléoplasme : celle-ci a l'aspect d'un gros peloton à structure plus ou moins fibrillaire, et ce peloton est séparé de la membrane par une étroite zone incolore (Pl. X, fig. 1-2). Un peu plus tard, ce peloton s'allonge en un fuseau dans lequel les fibrilles deviennent longitudinales (Pl. X, fig. 3-4). Aux deux extrémités, on aperçoit bientôt des sortes de segments plus chromatiques qu'on pourrait facilement confondre avec des chromosomes. Il s'agit simplement, à notre avis, de la substance nucléolaire qui, d'abord dissoute dans tout le nucléoplasme, vient ensuite s'amasser progressivement aux deux pôles pour y former deux calottes hémisphériques.

Le noyau à ce moment semble avoir repris son contour entièrement sphérique ; la membrane nucléaire est fort nette ; à l'intérieur se trouve le fuseau qui va toucher par ses deux pôles à la membrane, alors qu'il en reste séparé latéralement par un large espace incolore.

Par suite de l'accumulation de la substance nucléaire aux deux pôles, le fuseau s'est éclairci et sa substance laisse voir des fibrilles qui réunissent les deux calottes chromatiques. A l'équateur, on distingue maintenant un grand nombre de granules chromatiques disposés sur un seul plan; c'est le stade de la plaque équatoriale (Pl. X, fig. 6-8).

L'aspect est exactement semblable à celui du même stade chez l'*Amœba limax*; mais tandis que chez cette dernière, les deux calottes polaires proviennent directement de la bipartition du nucléole, ici, chez l'*Arcella vulgaris*, la substance nucléolaire se dissout d'abord dans le nucléoplasme avant de s'amasser aux pôles.

Nous n'avons pas remarqué que ces deux calottes polaires aient la structure vacuolaire décrite par les auteurs précédents ; nous avons plutôt noté une structure dense, homogène et chromatique ; mais la chose n'a pas d'autre importance.

Le fuseau s'oriente perpendiculairement à la surface de la coque, si bien que dans chaque noyau l'une des extrémités se trouve dirigée du côté de la bouche (Pl. X, fig. 9).

En s'allongeant, le fuseau distend la membrane nucléaire; on aperçoit encore les chromosomes, mais ceux-ci ont pris la forme de petits bâtonnets et se sont dédoublés (Pl. X, fig. 9).

A ce moment, la substance des calottes polaires s'étend presque jusqu'au voisinage des chromosomes ; ceux-ci y disparaissent bientôt ; ou moins on ne les aperçoit plus au stade suivant.

Les noyaux, à ce stade, ne laissent voir que les deux calottes polaires réunies par la substance achromatique du fuseau ; la membrane nucléaire disparaît (Pl. XI, fig. 1-2-6).

Le fuseau, en s'allongeant, prend l'aspect d'une haltère, et c'est sous cette forme que l'une des extrémités s'engage dans le bourgeon (Pl. XI, fig. 2-3).

La rupture va maintenant se faire au milieu ; chaque moitié ressemble alors à une poire dont la queue serait constituée par la partie chromatique du fuseau (Pl. XI, fig. 3-4).

Comme la division a suivi une marche parallèle pour les deux noyaux, la cellule-mère et la cellule-fille ont maintenant deux nouveaux noyaux qui vont prendre peu à peu la structure de l'état de repos.

Au moment où la séparation se produit par étirement, chaque noyau ne laisse voir que la calotte chromatique accompagnée de la substance du fuseau (Pl. XI, fig. 4) ; l'amas chromatique va s'arrondir en s'éloignant de plus en plus dans le cytoplasme du bourgeon ; il est sans doute toujours accompagné de la substance achromatique, mais l'observation est délicate ; on ne saurait dire exactement si cette substance entoure la sphérule chromatique ou si elle est renfermée à son intérieur.

En s'en tenant aux apparences, on est conduit à considérer que chaque calotte chromatique reproduit le nouveau nucléole ; une membrane nucléaire délimite chaque noyau du protoplasme ; l'intervalle entre le nucléole et la membrane est tout d'abord incolore ; ce n'est que plus tard qu'on y retrouve les granules chromatiques. De même le nucléole n'a pas au début une structure dense ; on y distingue une couronne externe plus colorée, limitant un espace interne moins colorable ; les grains chromatiques n'y apparaissent qu'un peu plus tard (Pl. XII, fig. 1-4).

Le bourgeon qui constitue la cellule-fille ne se détache de la cellule-mère qu'au moment où les noyaux ont pris la structure de l'état de repos.

Ce mode de division que nous avons découvert chez les Arcelles est intéressant à plusieurs égards.

Ainsi, on ne peut manquer d'être frappé par la ressem-

blance qui existe entre les stades de cette mitose et ceux qui ont été vus deux ans plus tard chez l'*Amœba limax* par Vahlkampf.

Il se trouve même que la correspondance est à peu près complète si l'on compare à nos propres observations ; la seule différence consiste en ce que chez l'*Amœba limax* les deux calottes polaires résultent d'une bipartition directe du nucléole, alors que chez l'*Arcella vulgaris* la substance nucléolaire semble se dissoudre dans le nucléoplasme avant de se porter aux pôles ; l'aspect du stade de la plaque équatoriale est identique dans les deux cas, et nous en disons autant des stades suivants en forme de long tonnelet et d'haltère. Il faut toutefois remarquer que chez l'*Amœba limax*, la substance du fuseau se charge de chromatine, alors qu'elle reste incolore dans l'*Arcella vulgaris* ; dans les deux espèces, les chromosomes deviennent invisibles après leur dédoublement. Vahlkampf a, il est vrai, décrit chez l'*Amœba limax* une réunion des granules chromatiques de la plaque équatoriale en trois gros chromosomes : on trouverait même parfois une seule grosse masse chromatique qui se diviserait en deux. Il se peut, nous l'avons dit, que ces différences soient dues à l'existence, sous le nom d'*Amœba limax*, d'espèces différentes ; mais il n'est pas impossible également, étant donnée la chromaticité du fuseau, que Vahlkampf se soit trompé ; il existe, en effet, une disproportion très grande entre la masse des granules chromatiques du stade équatorial et celle des trois chromosomes définitifs ou de l'amas chromatique qui en tient la place.

Quoi qu'il en soit, l'examen de la mitose chez l'*Arcella vulgaris* est plutôt de nature à confirmer nos résultats à propos de l'*Amœba limax*.

En continuant la comparaison des deux espèces, nous trouvons quelques difficultés d'interprétation à propos des derniers stades de l'anaphase et de la reconstitution des nouveaux noyaux.

Chez l'*Arcella vulgaris*, il semble que ce soit les deux calottes polaires qui donnent directement les nouveaux nucléoles ; chez l'*Amœba limax*, nous voyons au contraire, à l'anaphase, disparaître plus ou moins la chromaticité des corpuscules polaires fournis par le nucléole, alors que la substance du fuseau devient très colorable et paraît fournir la masse du nouveau nucléole.

Il ne faut pas, selon nous, exagérer la portée de ces différences apparentes; le nucléole, en somme, est un élément transitoire; sa substance est utilisée dans les mitoses le plus souvent à l'état dissous ; si elle n'est pas trop abondante, comme chez l'*Amœba Gleichenii*, les chromosomes restent bien distincts pendant toute la téléomitose ; si la quantité de substance nucléolaire est plus grande, une partie reste à l'état figuré sous la forme de calottes polaires ; l'autre partie, imprégnant le fuseau chromatique, nous masque les chromosomes, sauf au stade de la plaque équatoriale.

Les auteurs qui se sont occupés de la division nucléaire chez l'*Arcella vulgaris*, comparant leurs résultats à ceux de Gruber, en ont conclu qu'il existe plusieurs modes de division.

Il est inutile d'entrer dans une longue discussion à ce sujet. Gruber n'a rencontré et dessiné qu'un stade voisin de la métaphase (1) ; n'ayant pas vu les granules chromatiques de la plaque équatoriale, il a cru naturellement que les deux calottes polaires représentaient les chromosomes se reconstituant en un nouveau spirème. Au début de nos recherches, nous avons été sur le point d'adopter cette interprétation.

La connaissance de tous les stades successifs de la mitose tranche la difficulté ; nous devons admettre que le noyau des Arcelles a une structure identique chez tous les individus et présente un même mode de division.

(1) Gruber : *Ueber Kernvermehrung* (Bericht. d. nat. Gesells. zu Freiburg, 1892, Bd. VI).

La mitose conjugée des Arcelles a pour résultat de fournir à chaque individu des noyaux appartenant à une lignée différente, c'est-à-dire des noyaux dont la parenté est souvent fort éloignée, puisque pour y arriver nous devons remonter à une Arcelle ne possédant qu'un noyau.

Malgré les renseignements fournis par notre note préliminaire, les derniers auteurs qui ont étudié les Arcelles ne semblent pas avoir saisi l'importance de cette mitose conjuguée.

Ainsi nous voyons Boris Swarczewsky mettre en doute la généralité du phénomène : « In bezug auf die Gleichezeitigkeit in der Theilung der beiden Arcella-Kerne bei der Zweiteilung des Tieres, die Elpatiewsky festgestellt zu haben glaubt, bin ich anderer Meinung. Meinen Beobachtungen zu folge teilen sich die beiden Kerne nicht immer gleichzeitig, Ausser, dass man sehr oft die beiden Kerne in verschiedenen caryokinetischen Stadien beobachten kann, hatte ich einmal in einem meiner Präparate die Gelegenheit, das folgende Bild zu beobachten : einer der Kerne hat sich schon vollstandig geteilt und Tochterkerne gebildet, wahrend der andere sich erst einzuschüren beginnt. »

On nous permettra d'être quelque peu sceptique sur ces conclusions, si l'on considère que l'auteur n'a donné aucune figure à l'appui ; en tout cas, il ne peut être question que de très rares exceptions, et pour notre part nous n'en avons jamais rencontré.

L'auteur incontestablement a mal vu cette division, car autrement il n'aurait pas considéré comme douteux le fait que chaque noyau du bourgeon a une origine différente. « Es erscheint mir auch zweifelhaft dass die beiden Kerne des Tochtertieres unbedingt von der Teilung der beiden Kerne des Muttertieres abstammen (1). »

Quelquefois, les deux noyaux, en pénétrant dans le bour-

(1) *Loc. cit.*, p. 178.

geon, se trouvent rapprochés : comme ils sont au stade de la reconstitution, leur ensemble simule une division ; on pourrait croire alors qu'un des noyaux va se diviser dans la cellule-fille, alors que l'autre reste dans la cellule-mère ; il y a là une cause d'erreur à éviter (Pl. XII, fig. 2).

Nous avons déjà signalé le fait que dans les individus possédant quatre noyaux, chacun d'eux, en se divisant, fournissait une moitié à la cellule-fille ; la même chose doit se produire avec les cellules à six noyaux.

La mitose conjuguée des Arcelles rappelle celle qui existe chez les Basidiomycètes et certains Ascomycètes ; elle existe chez l'*Amœba binucleata*, l'*Amœba Gleichenii*, l'*Entamœba diploidea*, les *Trepomonas*, etc. Dans la plupart de ces exemples, cette sorte de mitose aboutit, dans le cycle du développement, à un acte fécondateur, à une fusion nucléaire.

Il est assez vraisemblable qu'une fusion analogue se produit dans l'*Arcella vulgaris*; les recherches ultérieures montreront si le cas isolé que nous avons rencontré doit être interprété de cette façon, et si l'organisme, possédant normalement deux noyaux, revient nécessairement, et dans des conditions déterminées, à la structure uninucléée, par un acte de véritable fécondation.

En dehors de la reproduction par bourgeonnement, nous ne connaissons d'une manière certaine chez l'*Arcella vulgaris* que le phénomène désigné fréquemment sous le nom de *plasmogamie* et qui a été décrit autrefois par Butschli. Celui-ci y voyait un acte préparatoire à la formation d'embryons. Elpatiewsky expose la même opinion : cette réunion des individus précéderait la naissance des pseudopodiospores ; mais cet auteur a été trompé par la présence de parasites. Nous ajouterons que la plasmogamie ne se produit probablement jamais avec les caractères qu'il indique (fig. 23, P. 22). Boris Swarczewsky n'a jamais vu, de son côté, le protoplasma des Arcelles sortir ainsi en masse de la coque pour se réunir en une énorme sphère. Il s'agit peut-être d'une grosse Amibe

plurinucléée, une sorte de *Pelomyxa* qui se nourrit ainsi aux dépens des Arcelles.

Nous avons rencontré de nombreux cas de plasmogamie; les individus, en nombre variable, sont réunis par leur bouche (Pl. XIII, fig. 7).

Chaque fois que l'observation s'y prêtait suffisamment, nous avons pu constater que chaque individu conservait son nombre normal de noyaux ; ceux-ci occupaient leur position ordinaire; rien n'était changé dans leur structure.

Des colonies de ce genre ont été observées chez d'autres Monothalmes; elles sont fréquentes par exemple chez le *Chlamydophrys stercorea*. Cienkowski, à propos de cette espèce, attribuait ces colonies au fait que les individus avaient continué à se diviser, sans séparation des cellules-filles à chaque bipartition.

Il est possible que la même cause produise les mêmes effets chez l'*Arcella* ; on peut aussi admettre que des individus isolés puissent se réunir attirés par une même source de chimiotactisme ; enfin l'existence de plasmodes étant fréquente chez les Amœbiens, rien ne s'oppose à ce que ces colonies soient des plasmodes dont l'aspect est rendu particulier, par suite de l'existence des coques ; toutes ces hypothèses sont très vraisemblables ; les deux dernières même peuvent être confondues en une seule, car la naissance des plasmodes relève évidemment d'un chimiotactisme.

Pour nous, le cycle du développement normal de l'*Arcella vulgaris* s'arrête ici, si l'on veut s'en tenir aux faits bien établis.

Peut-être y découvrira-t-on des phénomènes sexuels avec fusion de noyaux, comme nous l'avons dit précédemment ; peut-être rencontrera-t-on également un enkystement bien caractérisé, comme dans beaucoup d'Amœbiens.

Mais nous avons la conviction absolue qu'il faut écarter dès maintenant tous les modes de reproduction indiqués sous les titres de bourgeonnement « knospenbildung », agamogonie, gamogonie et chromidiogamie.

Prenons d'abord le bourgeonnement décrit par Boris Swarczewsky (1).

D'après cet auteur, l'Arcelle pendant toute sa vie produirait à la périphérie de son protoplasma des bourgeons qui, en s'isolant, deviendraient autant de petites Amibes ayant chacune un noyau nucléolé ; le même individu présente un nombre variable de ces bourgeons, de un à six, ordinairement ; leur diamètre varie entre 3 et 5 μ. Les deux noyaux ordinaires ne prennent pas part à ce mode de reproduction ; c'est le réseau chromidial qui donne naissance aux petits noyaux des Amibes.

L'auteur n'a pas suivi le sort ultérieur de ces petites Amibes. Nous le croyons volontiers, car s'il l'avait fait, il aurait bien vite reconnu son erreur.

Il est difficile, d'après les figures de l'auteur (16, 17, Pl. 15),de dire à quel organisme étranger appartiennent ces prétendus bourgeons ; l'un a la forme et aussi la dimension moyenne du *Chilomonas Paramœcium*, nourriture souvent ingérée par les Arcelles ; mais le second est dessiné avec des pseudopodes. Rien à retenir d'observations aussi incomplètes.

Passons à l'*agamogonie*. Ce mode de reproduction devrait, semble-t-il, être bien établi, puisque deux auteurs s'accordent pour une même interprétation. « W. Elpatiewsky beschreibt im Arcella korper die Bildung der vom ihm Pseudopodiospores genannten Gebilde. Die von mir beobachteten Tatsachen bestätigen vollkommen sowohl das Vorhandensein dieses Vorganges als auch den von Elpatiewsky geschilderten Verlauf (2). »

Nous avons heureusement ici une abondance de détails qui ne peut laisser aucun doute sur la *nature parasitaire* des prétendus agamètes.

(1) Boris Swarczewsky : *Loc. cit.*, p. 179.
(2) *Loc. cit.*, p. 180.

Cela nous dispense de faire ressortir toutes les invraisemblances de leur mode de formation.

Nous reconnaissons facilement dans les figures 24 et 25 (Pl. 15) le *Nuclearia delicatula* ou une espèce très voisine. Dans le cours de nos études sur les organismes inférieurs, nous avons eu l'occasion bien souvent de rencontrer ce *Nuclearia* ; c'est un fait caractéristique de le trouver en exemplaire plus ou moins nombreux, attablé, comme dans la fig. 25, à une même proie dont il ingère le contenu. Ici, le *Nuclearia* absorbe le contenu de l'Arcelle, avec les amas chromatiques du réseau chromidial (fig. 21, 22), puis il expulse des résidus (fig. 31). Enfin il *s'enkyste* exactement (fig. 8, Pl. 14), suivant le mode que nous avons décrit autrefois à la suite de Cienkowski pour le *Nuclearia simplex.*

Nous sommes surpris que l'auteur, qui a constaté lui-même la ressemblance de ces prétendus agamètes avec les *Nuclearia*, ait pu continuer à décrire tous ces phénomènes si nets de parasitisme sous le nom de reproduction asexuelle.

Il a fallu qu'il soit entraîné (1) dans cette voie par la série des observations de Schaudinn sur diverses formes de Rhizopodes d'eau douce et d'eau salée, telles que les *Echinopyxis*, les *Calcituba*, les *Patellina*, les *Miliola*, où la cellule-mère fournit un plus ou moins grand nombre d'embryons. En ce qui me concerne, je ne crois pas du tout à la naissance des noyaux de ces embryons aux dépens du chromidium (*Echinopyxis*), d'autant plus que dans cette même espèce on a vu, et alors d'une façon sûre, le noyau de la cellule-mère être la souche de ces noyaux (1).

Puisqu'il s'agit chez l'*Arcella vulgaris* de faits de parasitisme, nous considérons comme sans objet toutes les considérations développées par Boris Swarczewsky dans les pages 189-191 sur la parenté des Arcelles et des *Pseudo-*

(1) Voir Boris Swarczewsky : *Loc. cit.*, p. 185.

chlamys ; si cette parenté devait être établie, ce serait dans une autre direction.

Nous arrivons à la reproduction sexuelle ou *gamogamie*.

Elle aurait lieu, d'après les observations d'Awerinzew et d'Elpatiewsky, par des macro et des microamibes ; ce dernier auteur a même dessiné sur le vivant la copulation d'une microamibe.

Il nous semble complètement inutile d'entrer dans le détail des descriptions données par les auteurs : c'est toujours le réseau chromidial qui entre en jeu pour la formation des noyaux de gamètes ; les deux noyaux ordinaires passent en dégénérescence et sont abandonnés comme résidus ou disparaissent tout à fait ; macroamibes et microamibes ne sont que de vulgaires rhizopodes parasites, et la fusion vue par Elpatiewsky n'est autre chose qu'une réunion de deux individus analogue à celle que nous avons signalée autrefois chez *Nuclearia simplex*.

Comment a-t-on pu croire un seul instant que la reproduction de l'Arcelle s'éloignait à ce point des règles ordinaires ? Accepter que les deux uniques noyaux de la cellule ne prennent aucune part à la fécondation ! Admettre qu'un réseau chromidial qui n'a aucune autonomie, qui n'existe même pas chez beaucoup d'individus, engendre des noyaux d'organes reproducteurs. Il était temps de réagir.

Nous n'avons plus à parler que de la *chromidiogamie*.

Tout est étrange dans cette histoire de l'*Arcella vulgaris*.

Boris Swarczewsky nous indique en quoi consiste cette nouvelle dérogation aux lois les mieux établies de la théorie cellulaire.

C'est en hiver et au printemps que le phénomène a été observé ; deux Arcelles se mettent en contact par la bouche ; le cytoplasme de l'un, presque en entier, va se mélanger avec celui du second individu ; après quelque temps, le cytoplasme se répartit à nouveau également entre les deux coques.

Pendant cette copulation, il se produit :

1° Une dégénérescence des deux noyaux ordinaires ;

2° Une dissémination du chromidium à travers tout le cytoplasme ;

3° Une répartition "*austausch*" de cette substance chromatique pulvérisée entre les deux individus en conjugaison ;

4° Une naissance de noyaux secondaires aux dépens des fines particules chromatiques disséminées dans le cytoplasme.

Les figures assez nombreuses fournies par l'auteur dans sa Pl. XVI ne sont, à notre avis, nullement démonstratives ; n'ayant pas suivi les tout premiers stades de la mitose et les derniers, il a dû être trompé par certains aspects. Ainsi sa fig. 35 se rapporte très probablement au stade de reconstitution des noyaux-filles ; l'aspect des noyaux dans les fig. 36, 37, 39 est plutôt celui des noyaux à la prophase, alors que leur volume a sensiblement augmenté et que la substance nucléolaire s'est dissoute dans le nucléoplasme.

Nous ne pouvons naturellement rien affirmer, étant donné surtout que l'auteur figure les deux individus avec des coques d'égale épaisseur ; mais on ne peut manquer d'être frappé par le fait que les aspects des noyaux qu'il représente au titre *chromidiogamie* sont précisément ceux qu'il n'a pas su voir dans la mitose ordinaire.

Là, se termine cette étude de l'*Arcella vulgaris* ; elle comprend, comme on le voit, deux parties distinctes : une contribution personnelle à la connaissance de la reproduction ordinaire par bipartition, une critique des autres modes de reproduction attribués à tort à l'*Arcella*. D'aucuns trouveront peut-être que nous aurions pu nous dispenser de cette réfutation qui tend à jeter le discrédit sur plusieurs mémoires récents relatifs à l'*Arcella vulgaris*. Si nous l'avons fait, ce n'est qu'à notre corps défendant ; mais il y a un véritable danger à laisser s'établir dans la science des organismes inférieurs de telles données ; elles faussent tout l'ensemble de nos connaissances sur la cellule et la reproduc-

tion ; mieux vaut signaler le danger pendant qu'il en est encore temps et épargner à d'autres de pareils mécomptes.

Lecythodyteæ.

Nous réunirons ici sous ce nom deux genres qui paraissent avoir entre eux des affinités étroites, malgré les différences d'habitat et de nutrition qui les séparent ; d'un autre côté, ces genres, dans leur développement, rappellent d'assez près les *Microgromia*, les *Lecythium*, les *Platoum*, etc.

Lecythodytes paradoxus Dang.

(Pl. XIV-XV.)

Nous avons créé le genre *Lecythodytes*, en juin 1908, pour un organisme intéressant qui ravageait nos cultures de *Chromulina* ; ses principaux caractères ont été indiqués dans une note insérée aux comptes rendus (1).

L'étude de cette espèce est un des meilleurs exemples que l'on puisse choisir pour montrer l'importance des phénomènes de parasitisme chez les organismes inférieurs, les erreurs que ces phénomènes peuvent entraîner dans l'interprétation du développement de ces êtres, les difficultés que l'on rencontre à les éclairer complètement.

Cette question du parasitisme, à laquelle nous avons consacré beaucoup de temps, a déjà fourni des résultats importants ; rappelons brièvement quelques-uns d'entre eux.

Stein avait attribué aux Flagellés un mode de reproduction par germes endogènes ; cette théorie était devenue classique. En 1886, il y a vingt-sept ans, nous donnions la preuve que ces germes endogènes appartenaient à un parasite dont le développement fut suivi en détail et qui reçut le nom de *Sphærita endogena*.

(1) P.-A. Dangeard : *Sur un nouveau parasite des Chrysomonadinées, le Lecythodytes paradoxus* (Comptes rendus Acad. des sc., 1er juin 1908).

Plus récemment, nous avons rectifié des interprétations également erronées au sujet de la reproduction des Amibes attaquées par les Nucléophages (1).

Cette question du parasitisme chez les organismes inférieurs n'a rien perdu de son actualité ; nous avons vu précédemment, à propos des Arcelles, à quels résultats on arrive lorsqu'on n'est pas suffisamment en garde contre les diverses manières d'être des parasites et leur mode d'action.

Il nous serait facile de relever dans la littérature récente relative à la Protistologie, un certain nombre d'erreurs semblables (2) ; d'autres se produiront fatalement et il ne faudra pas s'en étonner.

La description du *Lecythodytes paradoxus* n'a pas été obtenue sans difficultés : rarement nous nous étions trouvé en face d'un sujet aussi difficile et d'interprétation aussi délicate ; nous croyons cependant être arrivé à des résultats exacts. Afin d'aider ceux qui retrouveront cette intéressante espèce, nous donnerons ici tous les aspects que nous avons rencontrés en les groupant, autant que possible, dans l'ordre qu'ils occupent au cours du développement.

Le parasite s'est montré sur des cultures de *Chromulina* qui provenaient des bassins du petit jardin de Blossac à Poitiers ; l'espèce pouvait être identifiée avec le *Chr. Rosanoffi* son abondance à la surface de l'eau, son apparition rapide à certaines époques de l'année et surtout au printemps, avaient souvent intrigué le conservateur du jardin.

Woronin a montré (3) comment les cellules mobiles de cette Chrysomonadinée se réfugient à la surface de l'eau, cessent leurs mouvements, s'arrondissent et passent à l'état d'enkystement transitoire (Pl. XIV, fig. 5).

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoires sur les parasites du noyau et du protoplasma* (le Botaniste, série IV, 1894-1895, p. 199-249).

(2) R. Goldschmidt : *Lebensgesch. d. Mastigamöben* (Arch. f. Protist., Suppl. 1, Iéna, 1907, p. 81).

(3) Woronin : *Chromophyton* (Bot. Zeit., 1880).

Ces *Chromulina*, sous la forme kystes, peuvent être comparés assez exactement à de petits ballons d'expérience qui flotteraient à la surface de l'eau, le goulot tourné vers le bas ; à l'intérieur de ces kystes, de nouveaux germes se produisent continuellement au moyen de bipartitions successives.

En se réfugiant ainsi au-dessus de l'eau, il semble que le *Chromulina* ait voulu se mettre à l'abri des nombreux ennemis qui, dans l'eau, le guettent et le dévorent; cet infiniment petit a réalisé, en sens différent, le but que poursuivaient nos ancêtres dans leurs habitations lacustres.

Malheureusement, il s'est trouvé un ennemi qui a su forcer la porte de l'habitation et qui, pénétrant par le goulot du ballon, s'attaque au *Chromulina* et à sa progéniture.

Ce parasite se présente, dans l'eau, sous la forme d'une zoospore allongée, amincie aux deux extrémités qui se terminent chacune par un long flagellum (Pl. XV, fig. 32) ; ces zoospores avancent presque en ligne droite en agitant leur flagellum d'avant. Le protoplasma est homogène et incolore, sauf vers le tiers postérieur du corps où se trouvent de petits granules réfringents. Ce sont ces zoospores qui, nageant dans l'eau, entrent par le goulot à l'intérieur des kystes du *Chromulina* ; elles y pénètrent d'autant plus facilement que leur corps est éminemment contractile et peut s'étirer et s'étendre comme celui d'une Amibe.

Comme nous le verrons plus loin, nous avons assisté à la formation de ces zoospores et à leur sortie dans l'eau ; mais nous devons ajouter que la pénétration de ces parasites à travers le goulot des *Chromulina* n'a pas été constatée directement ; nous avons simplement vu le parasite immédiatement après son passage, alors qu'il prend la forme sphérique.

Ce germe endogène n'occupe pas une position déterminée dans la cellule ; assez souvent le parasite reste au voisinage du col, mais on le trouve tout aussi bien sur le côté, au

milieu ou tout au fond de la bouteille (Pl. XIV, fig. 6-8).

Il est absolument impossible de suivre sur les cellules vivantes du *Chromulina* l'action du parasite : on n'arriverait même que difficilement à constater sa présence.

En employant les réactifs colorants, on peut au contraire voir tous les stades du développement ; l'hématoxyline, comme toujours, nous a donné d'excellents résultats, bien qu'elle colore plus ou moins la membrane de la cellule hospitalière ; les autres réactifs colorants ordinaires peuvent être aussi employés.

La distinction du parasite et de l'hôte se fait avec la plus grande netteté ; tandis que la Chrysomonadinée possède un protoplasma achromatique clair, avec granules de leucosine et fragments ou traces des chromatophores, le parasite montre un protoplasma beaucoup plus dense, légèrement chromatique (Pl. XIV, fig. 6-11) ; ce germe endogène dans les premiers stades a une forme sphérique.

Aucun doute ne saurait exister au sujet de la nature parasitaire de ces germes : chacun d'eux possède en son centre un noyau très net avec membrane nucléaire, nucléoplasme et nucléole.

La cellule hospitalière, de son côté, laisse voir pendant longtemps son propre noyau qui est ordinairement médian : ce noyau ressemble à celui des autres Chrysomonadinées ; le nucléole est très petit et le nucléoplasme achromatique (Pl. XIV, fig. 6-16).

Le parasite attaque les kystes du *Chromulina* à un stade quelconque de leur développement ; ainsi on rencontre les germes endogènes même au stade de la sporulation, alors que la cellule se divise en deux ou en quatre embryons (Pl. XIV, fig. 18-26).

Chaque cellule de *Chromulina*, en effet, dans les conditions normales, fournit deux ou quatre zoospores ; la première bipartition est longitudinale et la seconde lui est plus ou moins perpendiculaire. L'aspect est un peu, à ce moment,

abstraction faite du col, celui d'un sporange de *Polytoma* (Pl. XIV, fig. 18, 21, 23, 24) ; or les germes endogènes se rencontrent tout aussi bien dans ces sporanges que dans les cellules ordinaires ; la distinction entre le parasite et l'hôte reste toujours aussi nette.

Nous allons maintenant nous attacher à suivre le développement des germes endogènes.

Le parasite se nourrit en saprophyte tout au moins au début ; toutefois, à en juger par la présence de certains granules dans la zone externe, il serait aussi capable d'ingérer dans cette zone des particules alimentaires et de les y digérer.

Quoi qu'il en soit, le protoplasma de l'hôte disparaît progressivement et celui du parasite augmente d'autant ; la forme de ce dernier se modifie ; il n'est plus exactement sphérique et la surface devient plus ou moins irrégulière (Pl. XIV, fig. 12-17).

En même temps, le noyau commence à se séparer du cytoplasme dense et homogène par un intervalle incolore ; cette disposition va s'accentuer de sorte que l'élément nucléaire se trouve ainsi logé dans une sorte de chambre (Pl. XV, fig. 1-10).

Il est nécessaire de noter que, sous l'action parasitaire, la cellule du *Chromulina* subit en général une augmentation de volume notable, et aussi parfois des déformations.

Le parasite finit par s'incorporer tout le protoplasma de la cellule ; le noyau du *Chromulina* reste visible presque jusqu'à la fin ; il disparaît à son tour (Pl. XIV, fig. 12-17 ; Pl. XV, fig. 1-5).

Le *Lecythodytes* reste alors complètement seul dans la cellule qu'il a vidée de son contenu ; il n'a pas de membrane propre ; il a emprunté pour se protéger la coque du *Chromulina*. Nous avons comparé ce cas à celui du Bernard-l'Ermite.

On peut se rendre compte maintenant des difficultés que

présentait l'étude de cet organisme ; au stade où nous sommes arrivé, il ressemble tout à fait à un *Microgromia* ou à une espèce du genre *Platoum* ; on ne supposerait jamais que la coque qui entoure le protoplasma est celle d'un *Chromulina* plus ou moins modifiée et déformée, si les stades que nous avons décrits précédemment ne le prouvaient surabondamment.

Nous allons maintenant suivre le développement ultérieur de ce bizarre organisme.

Au centre, dans une chambre devenue assez large, se trouve logé le noyau ; son diamètre a augmenté ; le nucléoplasme est devenu plus ou moins chromatique et granuleux.

Bien que nous n'ayons pas réussi à suivre la division nucléaire, il paraît certain que la chambre qui renferme le noyau permet la formation du fuseau et la séparation des noyaux frères ; la couronne de protoplasma qui entoure cette chambre est, en effet, d'une densité telle qu'elle serait un obstacle aux phénomènes de mitose.

La première bipartition est transversale (Pl. XV, fig. 15) et la seconde lui est souvent perpendiculaire ; la division s'arrête là ou se continue jusqu'au stade seize (Pl. XV, fig. 18-28).

La multiplication se fait donc par une sporulation et le sporange donne naissance à un nombre variable de zoospores. Le nombre le plus fréquent est quatre ou huit ; mais certains sporanges fournissent seize zoospores. Les zoospores se forment par des bipartitions successives du protoplasma accompagnées chacune par une division correspondante du noyau. Pendant la sporulation, les noyaux sont situés directement au milieu du protoplasma.

Les zoospores s'agitent parfois longtemps dans la coque du *Chromulina* avant d'effectuer leur sortie. Nous avons été assez heureux pour observer le phénomène : elles se déforment comme des Amibes en traversant l'étroit goulot de la coque ; arrivées à l'extérieur, elles prennent assez rapidement cette

forme allongée en navette par laquelle nous avons commencé la description de cette espèce (Pl. XV, fig. 32).

Les déformations de la coque sont surtout fréquentes au stade de la sporulation (Pl. XV, fig. 28, 30, 31).

L'épidémie causée par ce parasite présente un caractère de gravité exceptionnel : en trois ou quatre jours, des cultures prospères du *Chromulina* se trouvent décimées.

Exceptionnellement, deux parasites peuvent envahir la même cellule hospitalière ; leur développement suit alors une marche parallèle (Pl. XIV, fig. 10 ; Pl. XV, fig. 16-17).

Nous avons été très embarrassé au début pour préciser la position systématique de ce parasite. On aurait pu être tenté, à cause de la présence des sporanges, de le placer dans les Chytridiacées inférieures ou encore au voisinage des Monadinées zoosporées.

Nous sommes arrivé cependant à une autre conclusion ; nous pensons que le *Lecythodytes* doit prendre place à côté du genre suivant, à cause de l'identité de structure ; l'existence dans les deux genres d'une chambre nucléaire renfermant le noyau autorise le rapprochement qui se trouve encore justifié par la nature particulière du protoplasma qui entoure cette chambre.

Si on se reporte, d'autre part, au mémoire de Richard Hertwig sur le *Microgromia socialis* (1), on voit que la formation des embryons dans cette espèce n'est pas sans une certaine analogie avec la sporulation dans notre parasite.

Nous croyons donc que le *Lecythodytes paradoxus* est un Rhizopode voisin des Gromides qui a pris des caractères spéciaux à cause de son parasitisme. Nous nous expliquons ainsi que le cytoplasme du corps reste nu pendant toute l'existence de l'animal, ce qui est extrêmement rare parmi les êtres vivants. Quant à la présence des flagellums, elle ne saurait suffire ici à faire de l'organisme un Flagellé : les

(1) R. Hertwig : *Ueber mikrogromia socialis.*

embryons du *Microgromia socialis* ont aussi des pseudopodes d'allures flagelliformes, et personne ne songe cependant à les retirer du groupe des Rhizopodes.

2° *Lecythina stercorea* nov. g. nov. sp.

(Pl. XVI, fig. 1-35.)

Nous avons étudié cette espèce en mai 1908 ; elle s'est développée dans une décoction de crottin de cheval étendue d'eau.

La coque est sphérique ordinairement et d'un diamètre moyen de 20 μ ; elle est constituée par une membrane cutinisée sans structure apparente et elle communique avec l'extérieur par un col très court cylindrique (Pl. XVI, fig. 1).

Le cytoplasme renfermé dans cette coque est réfringent, homogène dans sa partie interne ; au voisinage de la membrane, il montre des granulations dont quelques-unes rougeâtres sont des résidus de la digestion ; parmi les autres, on reconnaît des bactéries qui ont été ingérées.

La couche superficielle du protoplasma est donc chargée des fonctions de digestion ; nous avons vu ainsi un granule qui a d'abord été expulsé hors du col à une faible distance ; il a été attiré de nouveau, repris dans le protoplasma ; nous avons pu le suivre un certain temps dans la zone corticale chargée de la digestion.

Nous avons essayé, mais sans succès, de voir comment les aliments se trouvaient attirés dans le col de cet organisme; ordinairement, chez les genres voisins, le cytoplasme proémine sous forme de pseudopodes filiformes ou de lobes ; ici, nous n'avons rien observé de pareil, quoique la chose se produise vraisemblablement.

La *structure* de cet organisme est assez particulière ; au centre, se trouve un noyau sphérique ordinaire ; le noyau comprend une membrane nucléaire, un nucléoplasme fine-

ment granuleux et un gros nucléole central ; c'est le stade de repos pendant lequel le diamètre du noyau ne dépasse guère 5 à 6 μ (Pl. XVI, fig. 1-5).

Tout autour du noyau existe un espace annulaire incolore qui est limité lui-même extérieurement par une couronne plus ou moins épaisse de protoplasma homogène, très dense et chromatique ; la limite est fort nette du côté interne ; elle l'est moins du côté externe, où le cytoplasme dense se relie insensiblement à la zone granuleuse externe chargée de la digestion. Cette couronne de cytoplasme chromatique est parfois interrompue à la partie postérieure du corps (Pl. XVI, fig. 5).

La *reproduction* se fait par une bipartition transversale du corps qui s'effectue à l'intérieur de la coque (Pl. XVI, fig. 30-35).

Le noyau commence par augmenter de diamètre ; il arrive alors à remplir tout l'espace annulaire incolore et sa surface touche alors directement au cytoplasme. On est alors conduit à supposer que cette chambre dans laquelle se trouve le noyau à l'état de repos est ménagée pour permettre plus tard l'augmentation de volume du noyau ; sans cette disposition, celui-ci viendrait se heurter à la résistance du protoplasma dont nous avons constaté la densité et la structure homogène (Pl. XVI, fig. 7-10).

Le diamètre du noyau atteint alors 10 à 12 μ, c'est-à-dire la moitié du diamètre total de la coque. Il n'existe pas beaucoup de cas chez les organismes unicelullaires où le volume du noyau soit devenu aussi considérable par rapport au volume total de la cellule.

Le nucléole pendant cette augmentation de volume a une tendance à se porter vers la surface, tandis que le nucléoplasme montre des granulations chromatiques nombreuses et distinctes (Pl. XVI, fig. 7-10).

C'est au début de ce stade que nous avons constaté l'existence d'un centrosome ; certains aspects pourraient faire

croire qu'il prend naissance à l'intérieur du noyau ; mais nous avons observé d'autres cas où il se montre nettement situé entre la membrane nucléaire et la zone de protoplasma chromatique (Pl. XVI, fig. 15). Nous croyons donc que, dans cette espèce, le centrosome est *extranucléaire*. Il est constitué par une sphérule homogène, peu chromatique, entourée d'une auréole incolore ; nous n'avons pas observé de radiations cytoplasmiques formant aster.

Les granulations chromatiques du noyau se présentent sous différents aspects, très nombreuses et très fines, moins nombreuses et plus grosses, dispersées régulièrement dans la masse ou réparties très inégalement ; elles sont parfois orientées en files régulières par rapport au nucléole (Pl. XVI, fig. 10). Leur nombre varie beaucoup sans que nous ayons pu établir un ordre régulier dans la succession de ces divers états.

Le centrosome, d'abord unique, se divise ; le corpuscule se sépare simplement en deux moitiés qui s'écartent lentement l'une de l'autre pour venir se placer aux deux pôles. (Pl. XVI, fig. 18-28).

Pendant que se produit la division du centrosome, les granules chromatiques diminuent sensiblement en nombre, et ils viennent se placer entre les deux centrosomes (Pl. XVI, fig. 26-28).

A ce stade, que nous assimilons à celui de la plaque équatoriale, le nucléole vient de disparaître ; la membrane nucléaire elle-même est devenue plus ou moins indistincte ; de plus l'anneau de cytoplasme chromatique s'est fendu en son milieu ; il forme ainsi deux sortes de couvercles qui recouvrent le noyau en division.

Il nous manque là un stade intéressant ; nous ignorons comment se sépare la chromatine au stade de la plaque équatoriale ; les aspects qui suivent ne montrent de chaque côté qu'une sorte d'amas chromatique provenant sans doute de la fusion des chromosomes (Pl. XVI, fig. 30) ; cet amas

est entouré d'une zone incolore qui se recouvre d'une membrane nucléaire ; les deux nouveaux noyaux sont reconstitués (Pl. XVI, fig. 31-35).

A la place de la masse chromatique, on retrouve plus tard le nucléole, alors que dans l'intervalle apparaissent de nouvelles granulations.

Si l'on s'en tenait aux apparences, il semblerait donc que ce sont les chromosomes qui fournissent les nouveaux nucléoles ; en réalité, il est probable que les chromosomes ne font qu'abandonner leur chromatine au nucléole.

Les centrosomes disparaissent à la fin de la division. Il est intéressant de constater la diminution de volume qui accompagne la reconstitution des nouveaux noyaux qui se trouvent replacés chacun au centre d'une chambre incolore (Pl. XVI, fig. 35).

Nous n'avons pas assisté à la sortie des deux individus provenant de la bipartition.

Tout est intéressant dans le développement de cet organisme.

1° La présence d'une chambre nucléaire, entourée d'une zone nette de protoplasma dense, constitue un caractère remarquable de cette espèce ; il pourra peut-être servir plus tard à constituer un groupe homogène parmi ces Rhizopodes. Nous avons déjà signalé une structure analogue dans le *Lecythodytes paradoxus*, ce qui nous fait admettre que les deux organismes sont voisins ; les différences qui les séparent résultent évidemment de l'existence parasite de ce dernier.

2° L'augmentation considérable de volume du noyau à la prophase, la présence d'un centrosome extranucléaire, la formation de la plaque équatoriale aux dépens des granules chromatiques, constituent un ensemble qui donne à la division nucléaire de cet organisme une place à part dans la téléomitose.

Ce genre est voisin des *Lecythium* et du genre Platoum.

III[e] PARTIE

LES FLAGELLÉS.

Dans cette troisième partie, nous étudierons un certain nombre de Flagellés, afin de pouvoir établir d'utiles comparaisons avec les Amœbiens et les Rhizopodes que nous venons de décrire.

Nous ne reviendrons pas ici sur la parenté des Amœbiens et des Flagellés ; on sait que ceux-ci ne sont autre chose que des Amibes chez lesquels un ou plusieurs pseudopodes se sont différenciés en flagellums. Il est facile de suivre directement cette transformation sur le vivant, dans le *Cercomonas* ; on assiste en quelques instants à la métamorphose d'un pseudopode ordinaire en un flagellum bien caractérisé. Dans d'autres Flagellés, comme les *Ciliophyrs*, l'organisme vit et se multiplie tantôt sous sa forme primitive de Rhizopode, tantôt sous celle de Flagellé (1).

Ce sont là, il est vrai, des espèces intermédiaires entre les deux groupes ; dans les Flagellés ordinaires, le corps, en général, possède une forme fixe ; les pseudopodes manquent et les flagellums persistent au moins pendant toute la vie active de la cellule (2).

La systématique des Flagellés est comprise de façon variable avec les auteurs.

Il ne peut être question à l'heure actuelle de conserver à ce groupe son ancienne extension, telle qu'on la trouve dans les grands ouvrages d'Ehrenberg, de Dujardin, de Stein, de Saville-Kent et de Butschli.

(1) P.-A. Dangeard : *Maladies des algues et des animaux* (le Botaniste, série II, p. 232).

(2) Stein : *Der Organismus des Infusionsth.*, III, *Flagellaten*, Leipzig, 1878.

Sous l'influence d'un mouvement auquel nous avons pris une part active, il a bien fallu reconnaître que certaines familles, comme les Volvocinées, les Chlamydomonadinées, les Polybléparidées, constituaient des familles d'algues inférieures.

Mais beaucoup de naturalistes, à l'exemple de Klebs, de Senn, etc., continuent à rattacher aux Flagellés des familles qui, comme les précédentes, possèdent, une nutrition végétale et doivent être considérées comme des familles d'algues ; ce sont les Chrysomonadinées, les Chloromonadinées, les Eugléniens, les Péridiniens.

Nous avons montré, à diverses reprises, qu'il y a là une erreur manifeste ; sans doute, ces êtres possèdent encore la plupart des caractères des Flagellés, leurs ancêtres ; mais la différenciation végétale y est nettement accusée ; cette différenciation a pour cause la disparition de la nutrition animale remplacée par la nutrition superficielle et la nutrition holophytique. L'apparition de ces caractères nouveaux, qui modifie l'organisme dans le sens végétal, marque le point de contact des familles d'algues inférieures avec les Flagellés ; elle indique l'origine de ces familles ; celles-ci doivent commencer avec la cause qui les a produites. Peu importe qu'à ce niveau il y ait quelques formes indécises, ayant encore un mode de nutrition animale ou saprophytique ; elles sont là, occupant la base de chaque famille d'algues inférieures, pour témoigner de la parenté de ces familles avec les Flagellés.

Ces idées se propagent peu à peu, et on commence à étudier, timidement il est vrai, les Eugléniens et les Péridiniens, parmi les Thallophytes, dans quelques traités classiques (1).

Une des plus récentes classifications proposées dans le vaste système des Protozoaires est celle de Max Hart-

(1) Strasburger, Noll. — *Lehrbuch der Botanik*, IXe édition, 1907.

mann (1) ; elle suit sur plusieurs points celle de Doflein (2).

La classe II, celle des *Mastigophora* de Diesing, comprend trois sous-classes : *Flagellata*, *Dinoflagellata* et *Cystoflagellata*.

Les *Flagellata* sont divisés en six ordres : *Protomonadina, Polymastigina, Binucleata* Hartmann, *Euglenoidea, Chromomonadina, Phytomonadina.*

Les autres classes de Protozoaires sont : I. *Rhizopoda*, avec les cinq ordres suivants : *Amœbina, Mycetozoa, Foraminifera, Heliozoa, Radiolaria.*

La classe III est celle des *Telosporidia* avec deux ordres : *Coccidia, Gregarinida.*

La classe IV est celle des *Neosporidia*, comprenant les *Myxosporidia, Microsporidia*, etc.

Ces quatre classes forment la série des *Plasmodroma* ; une autre série, celle des *Ciliophora*, comprend la classe des *Ciliata* et celle des *Suctoria*.

Si nous enlevons des *Flagellata* les ordres compris sous le nom *Euglenoidea, Chromomonadina* et *Phytomonadina* pour en faire des familles d'algues inférieures, il ne reste plus comme Flagellés proprement dits que les *Protomonadina*, les *Polymastigina* et les *Binucleata.*

L'ordre des *Binucleata* est fondé par Hartmann sur une particularité d'organisation sur laquelle il y a lieu de faire les plus extrêmes réserves.

On sait que chez les Trypanosomes, le flagellum s'insère sur un corpuscule chromatique qui est désigné par les uns sous le nom de centrosome, par les autres sous le nom de blépharoplaste ; le flagellum partant de ce nodule chromatique borde la membrane ondulante et présente en avant du corps une partie libre plus ou moins longue.

Or, Hartmann et Prowazek considèrent ce blépharo-

(1) Hartmann : *Das System der Protozoen* (Archiv. f. Protist., Bd. X, 1907, p. 139).

(2) Doflein : *Das System der Protozoen* (Archiv. f. Protist., Bd. I p. 169).

plaste comme un second noyau, et voici comment ils s'expriment à ce sujet (1) : « In der Trypanosomenzelle kommt neben dem eigentlichen Kern, den wir mit dem indifferenten Namen Hauptkern bezeichnen wollen, ein mit der Saumgeissel in Zusammenhang stehendes Kerngebilde der Blepharoplast vor. von dem auf entwicklungsgeschichtlichen Wege der Nachweis erbracht worden ist, dass er ein zweiter Kern ist, der die gleiche Zahl von Chromosomen und auch einen besonderen Teilungsapparat besitzt. Die Trypanosomenzelle ist zweikernig. Beide kerne unterliegen der Reduktion und es findet eine Doppelbefruchtung statt-es entstehen zunächst zwei Syncaryen, die dann miteinander zu einem Amphicaryon, einem gleichsam ineinandergeschachtelten Doppelkern, verschmelzen. Das Amphicaryon besitzt dann einen Innenkörper (Caryosom) sowie peripheres Chromatin neben Kernsaft und der bekannten achromatischen Substanz. Der Innenkörper besteht aus Plastin und Chromatin. Dieses Amphicaryon ist aber omnipotent, es kann nach Verlust des Blepharoplasts einen neuen Blepharoplast bilden. »

Nous avons tenu à citer ce passage en entier, parce qu'il résume bien les tendances nouvelles : l'ordre des *Binucleata* comprendrait les genres dans lesquels il existerait ainsi un second noyau qualifié de « noyau locomoteur » ; ce sont les genres *Trypanosoma*, *Crithidia*, *Trypanosplasma*, *Herpetomonas*, *Babesia* (*Piroplasma*), *Leihsmania*, *Hæmoproteus*, *Proteosoma*, *Plasmodium*, etc. De la sorte le groupe des Hématozoaires se trouverait remplacé par celui des *Binucleata*.

Nous n'hésitons pas personnellement à dire qu'on fait fausse route, comme dans la question des chromidies, et peut-être beaucoup seront-ils de notre avis, lorsque nous

(1) Hartmann et Prowazek : *Blepharoplast.Caryosom und Centrosom* (Arch. f. Protist., Bd. X, p. 309).

aurons jeté un coup d'œil sur les rapports du système locomoteur avec le noyau, sur le mode de division de celui-ci, sur l'existence de Flagellés à deux noyaux et sur les faits d'autogamie et de reproduction sexuelle.

A

En février 1899, nous signalions (1) la présence chez les Chlamydomonadinées, à l'endroit d'insertion des flagellums, d'un petit nodule chromatique qui pouvait être comparé aux blépharoplastes rencontrés dans la spermatogenèse des Characées, Filicinées, Equisetacées, etc. ; de ce blépharoplaste partait un filet chromatique qu'on pouvait suivre plus ou moins loin, dans la direction du noyau.

Les zoologistes avaient vu, de leur côté, des formations analogues dans les spermatides des Sélaciens, de la Salamandre, du Rat, etc.

L'opinion au sujet de ces corpuscules était assez flottante : les uns voyaient dans les blépharoplastes de véritables centrosomes, alors que les autres les considéraient comme des formations indépendantes de ces derniers éléments.

Dès le début, nous avons fait remarquer que rien n'autorisait à considérer le blépharoplaste des Chlamydomonadinées comme un centrosome ; nous donnions au contraire les raisons qui militent contre cette assimilation.

En cette même année 1899, Plenge signalait une relation entre le noyau et le point d'insertion des flagellums, chez les zoospores des Mycétozoaires (2).

Un peu plus tard, en 1900 (3) et 1901 (4), nous indiquions

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (le Botaniste, VI[e] série, février 1899, p. 178-180).

(2) Pflenge : *Ueber die Verbindung zwischen Geissel und Kern* (Verh. d. nat.-med. Vereins z. Heidelberg N. F. G., Bd. III, Heft, 1899).

(3) P.-A. Dangeard : *Etude comparative de la zoospore et du spermatozoïde* (le Botaniste, 8[e] série, avril 1901).

(4) P.-A. Dangeard : *Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions* (le Botaniste, 8[e] série, avril 1901).

d'une façon plus complète les relations de l'appareil locomoteur avec le noyau chez le *Polytoma uvella* ; du blépharoplaste part un mince filet chromatique ou *rhizoplaste* qui va se terminer sur la membrane nucléaire par un petit renflement ou *condyle*. Cette terminologie a été employée par plusieurs de ceux qui ont retrouvé cette disposition chez les Flagellés. Dans ce mémoire, nous insistions à nouveau sur l'impossibilité d'assimiler le blépharoplaste à un centrosome (1).

Deux ans après, Prowazek retrouvait avec quelques variantes ces mêmes relations de l'appareil locomoteur avec le noyau chez plusieurs Flagellés : *Mastigamœba*, *Cercomonas longicauda*, *Monas guttula* et *M. vivipara*, *Bodo* sp.

Dans ce même travail, Prowazek signalait le fait que chez une espèce de *Bodo*, les flagellums étaient en relation non avec le noyau lui-même, mais avec un gros corpuscule colorable, et il ajoutait même : « Dieses eigentumliche Geisselsackchen scheint sich frühzeitig vor der Kernteilung selbst rasch zu teilen (2). »

Cette disposition de l'appareil locomoteur des *Bodo* semblait devoir être comparée à celle que l'on trouve chez les Trypanosomes ; aussi Hartmann, en créant l'ordre des *Binucleata*, la signale-t-il comme tout à fait exceptionnelle chez les Flagellés ordinaires.

Nous pouvons, en anticipant sur les résultats de ce mémoire, donner l'explication de l'erreur de Prowazek : le corpuscule colorable sur lequel viennent s'insérer les flagellums est tout simplement, dans le genre *Bodo*, la vacuole contractile dont la paroi est chromatique.

Il ne faut donc pas voir là une sorte de second noyau locomoteur, analogue à celui que l'on veut attribuer aux Trypanosomes et aux genres voisins.

Il est bon de remarquer d'ailleurs que les avis sont par-

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 41.
(2) Prowazek : *Loc. cit.*, p. 199.

tagés au sujet du corpuscule colorable ou blépharoplaste des Trypanosomes.

La découverte de ce corpuscule colorable chez les Trypanosomes semble dater du travail de Wasielewski et Senn, publié en 1900 (1). Laveram et Mesnil considèrent ce corpuscule comme un centrosome (2), alors que Senn est opposé à cette conception (3).

Laveran et Mesnil maintiennent leurs conclusions précédentes au sujet de la nature centrosomique du blépharoplaste des Trypanosomes (4).

Léger décrit, en mars 1902, un nouveau parasite sous le nom de *Crithidia fasciculata* ; il trouve à la base du fouet un grain chromatique comparable à celui des Trypanosomes et il le considère comme centrosome (5). La même organisation se retrouve chez l'*Herpetomonas jaculum* d'après le même savant (6).

La question se complique, car Léger, dans ce dernier travail, assimile le granule chromatique à la partie du système désignée par nous sous le nom de condyle. « C'est le centrosome comparable à celui du Trypanosome (Laveran et Mesnil), et sans doute aussi au *condyle* de Dangeard, chez *Polytoma uvella* ».

C'est cet organe des Trypanosomes, assimilé par les uns

(1) Wasielewski et Senn : *Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes* (Zeitsch. f. Hygiene und Infect, Bd. III, p. 444).

(2) Laveran et Mesnil : *Sur la nature centrosomique du corpuscule chromatique postérieur des Trypanosomes* (Comptes rendus Soc. de Biol., p. 329, 331, 1900).

(3) Senn: *Der gegenwartige Stand unserer Kenntnisse von den flagellaten Blutparasiten* (Arch. f Prot., Bd. I, 1902, p. 344).

(4) Laveran et Mesnil : *Der Trypanosomes des Poissons* (Arch. f. Protist., Bd. I, 1902, p. 475).

(5) Léger : *Sur un flagellé parasite de l'Anopheles maculipennis* (Soc. de Biologie, 22 mars 1902).

(6) Léger : *Sur la structure et le mode de multiplication des Flagellés du genre Herpetomonas* (Comptes rendus Acad. des sc., avril 1902).

au blépharoplaste, comparé par les autres au condyle, envisagé tantôt comme un centrosome, tantôt comme un élément spécial, que quelques-uns considèrent maintenant comme un second noyau ; sa présence suffirait à caractériser un ordre des Flagellés, celui des *Binucleata*.

Tous ceux que cette question intéresse trouveront des développements très complets dans le travail de Hartmann et Prowazek (1) ; le nucléole, devenu un caryosome, constitue un second noyau à l'intérieur du premier et l'association devient un « amphicaryon » ; le caryosome peut sortir de cette association et devenir un blépharoplaste ou « noyau locomoteur ».

La discussion de cette théorie et des faits sur lesquels elle repose nous entraînerait beaucoup trop loin, mais il est évident qu'on se trouve en face de résultats qui ont lieu de surprendre les histologistes. Ainsi Rosenbusch, dans l'*Hæmoproteus*, décrit une structure du blépharoplaste qui est tout à fait semblable à celle d'un noyau (2) : ce blépharoplaste se divise avec un fuseau, des centrosomes, une plaque équatoriale et des chromosomes ; il se comporte à ce point de vue comme le noyau ordinaire.

Nous n'arrivons pas à comprendre cette transformation du petit granule chromatique qui est à la base du flagellum en noyau véritable, et plutôt que d'admettre encore cette différenciation, nous préférons supposer que les auteurs ont eu sous les yeux, à côté d'individus à un seul noyau, d'autres individus qui possédaient *deux noyaux ordinaires*.

Il y a lieu d'être d'autant plus prudent dans cette question du dualisme des noyaux que nous ne voyons rien qui puisse sérieusement être interprété en faveur de la nature

(1) Hartmann et Prowazek : *Blepharoplast, Caryosom und Centrosom* (Archiv. f. Protist., Bd. X, p. 306).

(2) Rosenbusch : *Trypanosomen-Studien* (Arch. f. Protist., Bd. XV, 1909, p. 264).

nucléaire du blépharoplaste, dans les mémoires également récents de Berliner (1) et de Patton (2).

B

Si nous nous refusons à assimiler le blépharoplaste à un second noyau, il n'en est pas moins vrai qu'il existe des Flagellés possédant normalement deux noyaux.

Nous avons fait connaître cette structure en 1902 chez le *Trepomonas agilis* (3) ; nous supposions que cette organisation se retrouverait chez les autres *Distomata*.

Nos prévisions se sont trouvées réalisées; ainsi récemment, en 1907, Wenyon a décrit chez le *Lamblia intestinalis* la présence constante de deux noyaux (4) ; ces deux noyaux se retrouvent dans les kystes ; chacun de ces noyaux se divise de telle sorte que les kystes ont finalement quatre noyaux. L'auteur, qui a étudié l'*Hexamitus muris*, lui attribue un seul noyau ; ce noyau consisterait en deux masses de chromatine située de chaque côté de la partie antérieure du corps. Si Wenyon avait eu connaissance de nos recherches sur le *Trepomonas*, il n'eût pas hésité à reconnaître chez l'*Hexamitus* l'existence de deux noyaux.

Cette structure binucléée de certains Protozoaires a été comparée par nous à celle des articles du mycélium chez les Urédinées et les Basidiomycètes ; elle doit aboutir, comme chez ces Champignons, à une fusion nucléaire de nature sexuelle ; celle-ci, chez les *Distomata*, se produit très probablement lors de l'enkystement ; c'est de ce côté que devront s'orienter les recherches futures.

(1) Berliner : *Flagellaten-Studien* (Arch. f. Protist., Bd. XV, p. 298).

(2) Patton : *The Life cycle of a Species of Crithidia* (Arch. f. Protist., Bd. XV, p. 333).

(3) P.-A. Dangeard : *L'organisation du Trepomomas agilis* (Comptes rendus Acad. des sc., n° 26, t. CXXXV, 29 déc. 1902).

(4) Wenyon : *Observat. on the Protozoa in the Intestine of Mice* (Arch. f. Protist., Suppl. I, 1907, p. 169).

La division des deux noyaux chez le *Trepomonas* a lieu simultanément ; c'est une mitose conjuguée de telle sorte que la fusion nucléaire, si elle se produit, a lieu entre noyaux de parenté très éloignée.

B

La petitesse des noyaux chez les Flagellés est telle en général qu'il est très difficile de suivre et d'interpréter tous les stades de la division.

Aussi est-on loin de s'entendre sur les détails de cette division.

Prowazek, en 1903, distinguait quatre types (1).

Dans le premier, le noyau ne possède point de nucléole « innenkorper », mais un simple réseau chromatique qui se sépare, à la faveur d'une karyokinèse très primitive, comme chez l'*Herpetomonas Lewissi*.

Dans le second type, le noyau possède un corpuscule chromatique central désigné faussement sous le nom de nucléole : il est entouré de suc nucléaire et limité par une membrane; lors de la division, le corpuscule central devient granuleux, prend la forme en biscuit et se sépare en deux avec la partie correspondante du noyau. Les deux moitiés en s'éloignant restent quelque temps réunies par un trabécule.

Ce mode de division est attribué aux *Bodo*, aux *Monas guttula* et *M. vivipara*, au *Mastigamæba invertens*.

Le troisième type est celui des Euglènes avec un nucléo-centrosome, suivant le schéma de Keuten, que nous avons depuis modifié dans ce qu'il avait d'inexact (2).

Dans le quatrième type, le noyau se divise par karyokinèse: c'est celui que nous avions fait connaître par nos recherches

(1) Prowazek : *Flagellatenst.* (Arch. f. Protist., Bd. II, 1903, p. 203).

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (le Botaniste, série VIII).

sur les *Chlamydomonadinées* et le *Polytoma uvella* (1).

Le troisième et le quatrième type indiqués par Prowazek sont bien connus : ils s'appliquent, comme on le voit, à des familles d'algues inférieures dérivées des Flagellés.

Mais on ne saurait en dire autant du premier et du second type.

Prenons, en effet, les *Monas*. Au moment où Prowazek leur attribuait une sorte de division directe, nous venions déjà de formuler la conclusion suivante (2) : « Le noyau du *Monas* se divise suivant le mode indirect ; c'est une téléomitose normale semblable à celle des Chlamydomonadinées. Nous l'avons retrouvée avec les mêmes caractères chez l'*Anthophysa vegetans.* »

Ce qui montre bien l'extrême difficulté du sujet, c'est que Prowazek, dans le mémoire qui vient d'être cité, place la division nucléaire des *Bodo* à côté de celle des *Monas* ; or nous verrons dans ce travail que les deux modes sont très différents.

Aussi trouve-t-on peu de renseignements sur le mode de division du noyau chez les Flagellés ordinaires.

Carl Burck, qui a étudié le noyau des Choanaflagellés, après avoir rappelé les renseignements fort incomplets fournis par Fisch et Francé, avoue qu'il n'a rencontré que trois stades de la division chez *Salpingoeca amphoridium* (3).

Il est facile de voir que ces stades ne permettent de tirer aucune conclusion.

Nous en dirons autant, mais pour une autre raison, de la division du noyau attribuée par R. Goldschmidt aux *Masti-*

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (le Botaniste, série VI). — *Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions* (le Botaniste, série VIII, p. 1-58).

(2) P.-A. Dangeard : *Observations sur le Monas vulgaris* (Comptes rendus Acad. des sc., t. CXXXI, février 1903).

(3) Carl Burck : *Studien über einige Choanoflagellaten* (Arch. f. Prot., Bd. XVI, 1909, p. 175).

gella vitrea et *Mastigina setosa* ; le mémoire renferme incontestablement de bonnes figures de karyokinèse; mais l'auteur a mélangé sous le nom de *Mastigella* une foule de formes, et il est impossible de savoir si ces divisions s'appliquent à des Amibes ou à des Flagellés (1).

Berliner a fait de bonnes observations sur les phénomènes de mitose chez le *Copromonas major* (2) ; l'auteur, d'après les aspects qu'il a vus, attribue à cette espèce une mitose typique. Il y a lieu de faire quelques réserves au sujet de cette conclusion, mais il est juste d'ajouter que ces réserves ne sont possibles que grâce à la perfection même des figures données par l'auteur.

C

On a déjà décrit, chez les Flagellés proprement dits, quelques phénomènes d'autogamie et de reproduction sexuelle.

Nous ne parlons que pour mémoire du mode de sexualité attribué par Prowazek au *Monas vivipara* (3) ; il le compare à celui du *Polytoma uvella*, dont nous avons indiqué autrefois les principaux caractères (4) ; ayant trouvé des individus possédant deux noyaux, il a pensé qu'ils provenaient de la fusion de deux gamètes; en réalité, il s'agit d'un phénomène d'autogamie, comme nous en donnerons la preuve au cours de ce travail.

La reproduction décrite par Prowazek dans le *Trichomastix lacertæ* est un cas très remarquable d'autogamie (5). Le Flagellé forme un kyste qui ne possède au début qu'un

(1) R. Goldschmidt : *Lebensgeschichte der Mastigamöben* (Arch. f. Prot., Suppl. I, p. 84).

(2) Berliner : *Loc. cit.*, p. 310.

(3) Prowazek : *Flagellatenstudien, loc. cit.*, p. 207.

(4) P.-A. Dangeard : *Etude sur la structure dè la cellule et ses fonctions* (le Botaniste, 8e série).

(5) Voir Hartmann : *Autogamie bei Protisten, loc. cit.*, p. 279.

noyau ; ce noyau se divise en deux autres qui sont des « gametocytenkerne » ; ces noyaux sexuels, après formation de deux noyaux de réduction, se fusionnent en un noyau double de copulation.

Les phénomènes sont un peu différents, d'après le même savant, chez le *Bodo lacertæ* (1). D'abord, dans quelques cas, très rares, il est vrai, il y a copulation de deux individus de taille différente qui s'enkystent en commun, mais le plus souvent la reproduction se fait par autogamie, à l'intérieur du kyste ; il paraît qu'à ce moment des vésicules de chromatine sexuelle sortent du noyau et se rassemblent ensuite en un noyau sexuel ; celui-ci se divise à son tour en deux « gametocytenkerne » qui donnent des noyaux de réduction et se fusionnent ensuite. Il y a sans doute dans cette description une part de vérité, à côté d'erreurs évidentes ; la formation d'un noyau sexuel aux dépens de vésicules chromatiques sortant d'un noyau ordinaire ne peut être admise sans autre vérification ; c'est aussi l'avis exprimé par Dobell (2), qui pense que les faits sont susceptibles d'une autre interprétation.

On ne peut rien dire de précis également au sujet de la reproduction du *Trichomonas intestinalis* ; d'après Schaudinn, il y aurait dans cette espèce une conjugaison de gamètes, alors que Prowazek et Bohne n'ont constaté que des phénomènes d'autogamie accompagnés d'une réduction chromatique (3).

Nous n'osons pas insister davantage sur la parthénogamie de l'*Hæmoproteus noctuæ* d'après Hartmann (4) ; il y a là une série de transformations qui s'écartent trop des règles

(1) Prowazek : *Unters. ub. einige parasitische Flagellaten* (Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt, Bd. XXI, 1904).

(2) Dobell : *Some Remarks on the autogamy of Bodo lacertæ* (Biol. Centr., Bd. XXVIII, 1908).

(3) Bohne et Prowazek : *Zur Frage der Flagellatendysenterie* (Arch. f. Prot., Bd. XII, p. 5).

(4) Hartmann : *Autogamie, loc. cit.*, p. 299.

ordinaires pour qu'on puisse leur donner actuellement une interprétation vraisemblable.

Nous arrivons enfin aux *Lamblia* qui seraient, d'après Hartmann (1), la forme sexuelle de l'*Hexamitus* ; nous avons déjà eu à parler de ces organismes à propos du travail de Wenyon, qui considérait ces genres comme distincts. Dans le *Lamblia intestinalis*, deux individus copulent dans un kyste commun ; mais on ignore encore les conditions exactes de la Caryogamie. Chez le *Lamblia muris*, la reproduction est autogame ; il n'existe pas de kyste de copulation.

Il est inutile d'ajouter, après ce court exposé, que nous nous trouvons en ce qui concerne tous ces genres en face de résultats très intéressants, mais fort incomplets ; un travail de revision sérieux s'impose, et nous sommes persuadé que celui qui l'entreprendra sans idée préconçue et sans hâte attachera son nom à un des chapitres les plus intéressants de la biologie des Flagellés. On sera étonné — si nos prévisions sont exactes — des modifications profondes qu'il sera nécessaire d'apporter à toutes ces descriptions.

Nous arrivons maintenant à nos propres observations sur la structure et le développement de quelques Flagellés.

Nous avons la conviction que l'on pourra arriver à établir, parmi ces Flagellés, des lignées phylogénétiques d'après le mode de division du noyau ; ce sont nos recherches sur le groupe des Eugléniens et des Chlamydomonadinées qui nous ont conduit à cette conception.

Les résultats que nous avons obtenus chez les Flagellés proprement dits n'ont pu que fortifier nos idées à cet égard ; aussi n'hésitons-nous pas à séparer dès maintenant le type des *Bodo* de celui des *Monas* ; ce dernier est le mieux étudié; il réunit le plus grand nombre de genres et d'espèces ; mais le premier par la suite groupera sans doute autour de

(1) Hartmann : *Autogamie, loc. cit.*, p. 302-303.

lui des organismes de transition nous conduisant du côté des Eugléniens.

I[re] série. — La division nucléaire a lieu suivant le type de l'Amœba limax.

Ce mode de division semble être rare chez les Flagellés proprement dits ; nous ne l'avons rencontré que dans les espèces appartenant au genre *Bodo*.

On place dans ce genre un assez grand nombre d'espèces dont quelques-unes sont mal caractérisées.

Le corps est nu et peut subir de légères déformations amiboïdes ; à l'avant, se trouve une sorte d'échancrure au milieu de laquelle s'insèrent deux flagellums, l'un dirigé en avant, l'autre traîné à l'arrière ; ce dernier est le plus long. Les particules nutritives sont ingérées à l'avant de la cellule où se trouve parfois une sorte de petit bec.

1° *Bodo caudatus* (Duj.) Stein

(Pl. XVII, fig. 1-22 ; Pl. XVIII, fig. 1-13.)

Nous avons obtenu cette espèce en très grande abondance dans de l'eau de rouissage du chanvre ; nous l'avons retrouvée à diverses reprises dans des infusions, et en particulier dans une infusion de crottin de cheval.

Klebs a constaté (1) que cette espèce apparaît l'une des dernières ; ainsi, lorsqu'on place des vers cuits dans une infusion, ce sont les *Trepomonas*, les *Hexamitus* et un certain nombre d'autres formes qui se développent les premières ; puis, lorsqu'elles ont progressivement disparu, se montre alors le *Bodo caudatus*, souvent mélangé au *Polytoma uvella*.

Tous les auteurs qui ont étudié cette espèce ont constaté

(1) G. Klebs : *Flagellatenstudien*, Leipzig, 1892, p. 314.

son polymorphisme; on la reconnaît cependant assez facilement à l'ensemble de ses caractères.

Les dimensions sont de 12 à 22 μ en longueur sur une largeur de 6 à 10 μ.

Le flagellum d'avant est un peu plus court que le flagellum d'arrière ; mais la différence est, somme toute, assez faible ; ils sont insérés dans l'échancrure et au fond.

Klebs pense que les deux flagellums ne s'insèrent pas exactement au même point ; celui d'avant serait au contact même du bec, alors que le second partirait du fond même de l'échancrure. Nos figures semblent confirmer cette opinion ; en tout cas, nous n'avons point observé de blépharoplaste comme il en existe chez beaucoup de Flagellés ; à plus forte raison, nous a-t-il été impossible de constater la moindre trace de rhizoplaste. Il faut en conclure que, dans le *Bodo caudatus*, les relations de l'appareil conducteur avec le noyau manquent ou sont moins apparentes que dans les Monadinées ordinaires (Pl. XVII, fig. 1-6).

Ces flagellums sont relativement assez gros ; nous avons remarqué qu'ils présentent après l'action de l'iode une sorte de striation transversale.

Le corps est aplati, comme foliacé ; Klebs y a reconnu une sorte de sillon longitudinal qui n'avait été vu ni par Stein, ni par Kent ; cette disposition n'est peut-être pas générale, car elle nous a échappé complètement.

Contrairement à ce qui existe chez la plupart des autres espèces, l'avant du corps est souvent plus large que l'extrémité postérieure ; on y remarque, en général, une sorte de petit bec ; la fixation par l'iode ou l'alcool permet de voir plus nettement cette sorte de rostre qui joue un rôle important dans la nutrition (Pl. XVII, fig. 5-6).

La nourriture consiste principalement en Bactéries qui sont accrochées par le bec et ensuite ingérées à cet endroit ; d'autres organismes, comme de petites Monades par exemple, peuvent être également absorbées au même endroit ;

Klebs a même constaté l'ingestion de cellules entières d'algues appartenant au genre *Chlamydomonas*.

Les bactéries se voient très peu à l'intérieur du corps, à cause de leur réfringence ; elles sont dispersées dans le cytoplasme et ne s'amassent point en pelotes dans des vacuoles digestives, ainsi que la chose se produit souvent par ailleurs ; aussi les individus ont-ils un aspect homogène ; quelques-uns possèdent cependant deux ou trois grandes vacuoles ordinaires, situées dans la partie postérieure de la cellule.

A la base des flagellums et presque au contact de leur insertion, se trouve une grande vacuole contractile qui a déjà attiré l'attention des observateurs, et en particulier de Klebs. Ce savant a remarqué qu'elle devient très nette après l'action de l'iode et qu'elle prend alors une teinte rougeâtre ; il a vu, d'autre part, sur des individus vivants et au voisinage immédiat de la vacuole, un globule très réfringent qu'il suppose être du glycogène ; cette substance, au moment de la fixation, remplirait la vacuole, ce qui expliquerait la coloration que prend celle-ci sous l'action de l'iode.

Nous avons fait, de notre côté, les observations suivantes : l'iode colore en teinte acajou foncé de nombreux petits granules qui entourent la vacuole comme d'une couronne ; la coloration de ces granules se fait très vite, alors que le protoplasma est encore complètement incolore ; nous serions assez disposé à considérer ces minuscules gouttelettes comme étant formées par du glycogène.

D'autre part, un certain nombre d'individus, dans nos cultures, montraient après l'action des réactifs colorants un corpuscule chromatique occupant à peu près la même place que la vacuole contractile et ayant sensiblement le même diamètre ; sa structure était homogène et il se colorait en rouge par le picro-carmin. Après bien des hésitations, nous supposons qu'il s'agit d'une Monade ingérée par le rostre (Pl. XVII, fig. 8).

Le *Bodo caudatus* se multiplie par une bipartition longitudinale ; les divisions sont surtout nombreuses dans le courant de la soirée, mais elles ont lieu cependant à toutes les heures de la journée. De cette division, les auteurs n'ont vu qu'une chose : les individus adhèrent par leur extrémité postérieure au substratum ; le corps s'élargit à l'avant, et une échancrure se produit qui s'étend de là progressivement jusqu'à l'arrière, amenant la séparation de la cellule en deux moitiés (Klebs).

Il nous a été possible de faire une étude histologique assez complète de la reproduction.

Le noyau occupe une position centrale ; il est situé dans l'axe même du corps ; à l'état de repos, il comprend un gros nucléole chromatique, une membrane nucléaire et une zone étroite de nucléoplasme incolore ; son diamètre est de 4 μ environ ; c'est la structure du noyau de l'*Amæba limax* ; ce sont aussi à peu près les mêmes dimensions (Pl. XVII, fig. 1-9).

Au moment où le noyau va se diviser, il augmente son volume, et dans la zone annulaire apparaissent des granulations qui se réunissent rapidement en un amas chromatique.

Le noyau comprend alors, en dedans de la membrane nucléaire du nucléoplasme incolore, le nucléole et l'amas chromatique dont il vient d'être question ; celui-ci a d'abord une forme en croissant ; il prend ensuite l'aspect anguleux polygonal (Pl. XVII, fig. 10-16).

Dans les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline, le nucléole se colore maintenant en rouge ; l'amas chromatique en bleu foncé ; l'origine de ce dernier est difficile à établir : il semble que la substance du nucléole primitif qui se colorait comme la chromatine se soit séparée en deux : une substance nucléolaire proprement dite qui se colore en rouge par le picro-carmin, et la chromatine qui se colore en bleu et qui imprègne les chromosomes ; ceux-ci

sont encore réunis en une masse irrégulière (Pl. XVII, fig. 16).

Le nucléole et cette partie chromatique sont situés l'un et l'autre dans l'axe du corps, le nucléole orienté du côté de l'avant.

On voit ce nucléole s'allonger perpendiculairement à l'axe et se renfler à ses deux extrémités ; il ressemble à un haltère. Après séparation, les deux moitiés du nucléole constituent deux corpuscules polaires analogues à ceux de l'*Amœba limax*; mais leur sensibilité aux réactifs est devenue de plus en plus faible (Pl. XVII, fig. 16-22).

La masse de chromatine qui représente les chromosomes a pris l'aspect d'un gros bâtonnet placé entre les deux corpuscules polaires ; cette masse est souvent dédoublée dans le sens de la longueur, de sorte qu'on serait tenté d'attribuer deux chromosomes à l'espèce (Pl. XVII, fig. 17-18).

Si cette séparation de la masse de chromatine en deux bâtonnets est fréquente, nous devons noter cependant qu'elle n'est pas générale ; nous avons vu des cas où il existe au moins trois bâtonnets (Pl. XVIII, fig. 3).

Ce stade correspond évidemment à celui de la plaque équatoriale ; mais, par suite de la grosseur des corpuscules polaires, l'ensemble du fuseau a un contour elliptique.

La bipartition des bâtonnets de chromatine qui représentent les chromosomes se fait transversalement ; chaque bâtonnet se coupe en deux en son milieu.

Nous devons mentionner le fait que l'amas de chromatine se sépare quelquefois en deux moitiés sans s'être au préalable différenciée en bâtonnets (Pl. XVII, fig. 19-21).

A l'anaphase, on observe également plusieurs manières d'être qui montrent bien que nous sommes en présence d'un mode de karyokinèse assez primitif (Pl. XVIII, fig. 1-12).

S'il existe dans chaque groupe des bâtonnets, ceux-ci prennent la forme d'un coin, lorsque les corpuscules polaires commencent à s'éloigner l'un de l'autre ; nous les

avons vus même plusieurs fois se fragmenter temporairement en quelques granulations qui se réunissent ensuite en une seule masse compacte d'aspect conique ; on a ainsi deux cônes de chromatine qui sont réunis par leur pointe effilée.

Ce même aspect est obtenu directement parfois lorsque la masse chromatique a subi une simple bipartition, sans différenciation en bâtonnets et en granules.

Jusqu'ici, la cellule n'a pas montré de grands changements dans sa forme ; son contour est simplement plus arrondi ; le rostre se voit encore au moins dans certains individus ; il en est de même des deux flagellums et de l'échancrure antérieure (Pl. XVIII, fig. 1).

Nous avons même constaté qu'à ce stade, le fuseau n'était pas toujours exactement perpendiculaire à l'axe du corps; sa direction se rapprochait de celle de l'axe, et l'un des corpuscules polaires se trouvait ainsi au voisinage des flagellums (Pl. XVIII, fig. 5-6).

Le corps maintenant va devenir à peu près sphérique et la séparation des deux amas de chromatine ne va pas tarder à s'effectuer ; la cellule s'élargit comme sous la poussée du fuseau ; les deux corpuscules polaires, en effet, viennent de chaque côté toucher à la surface, et le mince filet qui maintenait encore faiblement les deux cônes de chromatine se rompt en son milieu (Pl XVIII, fig. 7-12).

Les deux nouveaux noyaux vont se reconstituer : chacun d'eux possède alors la structure qu'il avait à la prophase ; la masse de chromatine est plus ou moins conique au début, mais elle s'aplatit ensuite ; chaque corpuscule polaire va donner la masse principale du futur nucléole ; les différences de sensibilité aux réactifs sont encore très tranchées ; la chromatine se colore en bleu foncé par l'hématoxyline, alors que le nucléole prend une teinte rougeâtre par le picro-carmin (Pl. XVIII, fig. 12).

Les stades de reconstitution comparés à ceux de la pro-

phase sont identiquement les mêmes, mais ils se font en sens inverse.

Ainsi l'amas de chromatine disparaît au profit du nucléole ; la substance achromatique du fuseau s'espace régulièrement autour de ce nucléole et la membrane nucléaire se reforme. A vrai dire, cette membrane n'avait jamais totalement disparu ; pendant toute la division, elle établissait une limite assez nette entre les deux nucléoles ou corpuscules polaires et le cytoplasme.

Lorsque les deux noyaux ont ainsi repris le stade de repos, la bipartition du corps est sur le point d'être terminée ; l'échancrure s'étend vers la partie postérieure du corps, où se trouvent quelques vacuoles, et de chaque côté on aperçoit les deux groupes de flagellums.

Il nous est impossible de dire comment naissent les nouveaux flagellums, et quel est le mode de répartition des anciens ; nous admettons ici comme pour les autres Flagellés que ces organes ne subissent jamais de bipartition, mais poussent à la surface du corps à la façon d'un pseudopode.

La division du noyau que nous venons de décrire chez le *Bodo caudatus* est extrêmement intéressante au point de vue théorique.

Il s'agit évidemment d'un mode de karyokinèse très primitif, d'un essai vers l'individualisation des chromosomes et la répartition égale de la chromatine.

Le nucléole du noyau au stade de repos semble avoir ici une nature complexe ; il contient à la fois la substance nucléolaire et la chromatine des chromosomes.

La substance nucléolaire se comportera comme chez les Eugléniens ; elle a des propriétés cinétiques ; le nucléole séparé en partie de sa chromatine formera les deux corpuscules polaires qui rappellent de si près les centrosomes des mitoses normales.

La chromatine, de son côté, tend à former de véritables chromosomes ; sans doute, dans certains cas, la masse se

sépare simplement en deux moitiés. Mais lorsqu'il y a formation de bâtonnets, la ressemblance avec des chromosomes est frappante ; la répartition de la chromatine se trouve assurée plus exactement.

Klebs a décrit un assez grand nombre d'espèces dans ce genre (1) ; il les a réparties en deux sections d'après la longueur relative des deux flagellums.

Dans la section A, le flagellum postérieur est au moins deux fois plus long que le flagellum antérieur. On y trouve le *Bodo minimus* Klebs, le *Bodo saltans* Ehr., le *Bodo globosus* Stein.

Dans la section B, le flagellum postérieur est seulement un peu plus long que le flagellum antérieur. Nous y rencontrons *Bodo edax* Klebs, *Bodo celer* Klebs, *Bodo caudatus* (Duj.) Stein, *Bodo mutabilis* Klebs, *Bodo repens* Klebs, *Bodo angustatus* (Duj.) Butschli.

Il existe encore un certain nombre d'espèces voisines plus ou moins caractérisées qui ont été décrites tantôt sous le nom de *Bodo*, tantôt sous ceux de *Diplomastix* ou d'*Heteromita* (2.)

Nous avons eu l'occasion de rencontrer dans nos cultures beaucoup de formes appartenant à ce genre *Bodo* ; il nous était impossible de songer à les étudier toutes au point de vue histologique ; cependant nous avons voulu chercher si le mode de division nucléaire que nous venons de décrire dans le *Bodo caudatus* se retrouvait chez les autres espèces.

1° *Bodo ovatus* Stein (3).

(T. VIII, fig. 1-9).

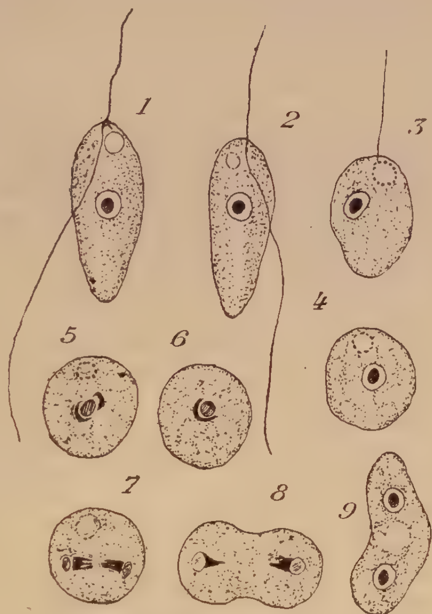
Nous rapportons à cette espèce une forme qui s'est développée en abondance dans une infusion de crottes de poules.

(1) Klebs : *Flagellatenstudien, loc. cit.*, p. 309.
(2) Kent. S. : *A Manual of Infusoria*, London, 1880-1882. — Stein : *Loc. cit.*
(3) Stein : *Loc. cit.*, t. II, III, fig. 1-6.

La longueur du corps variait entre 12 et 16 μ sur une largeur de 6 à 8 μ ; certains individus étaient presque cylindriques, mais d'autres en plus grand nombre avaient le corps ovale.

Le flagellum d'arrière était environ deux fois plus long que le flagellum d'avant (T. VIII, fig. 1-2) ; cette espèce doit donc prendre place dans la 1re section de Klebs, à côté du *Bodo globosus*.

Il m'a paru que les deux flagellums s'inséraient au voisinage du même point et presque au contact de la vacuole contractile ; celle-ci présente également ici des caractères particuliers ; avec l'hématoxyline et le picro-carmin, sa surface se montre souvent colorée en rouge, alors que l'intérieur reste incolore.



T. VIII. *Bodo ovatus*, fig. 1-9.

Les divers stades de la division du noyau sont exactement ceux que nous avons décrits pour le *Bodo caudatus*.

Le noyau occupe une position centrale ; il possède un gros nucléole chromatique entouré d'une zone incolore (T. VIII, fig. 3-4).

A la prophase, le nucléole abandonne sa chromatine, qui se montre autour du nucléole avec la forme en croissant (T. VIII, fig. 5-6).

Tandis que les deux moitiés du nucléole se portent aux pôles, le croissant de chromatine qui représente les chromo-

somes se redresse en bâtonnet ; c'est ce bâtonnet qui se divise à son ; tour les deux moitiés, au moment de la séparation, ont la forme d'un coin et cette apparence caractérise les derniers stades de l'anaphase (T. VIII, fig. 7-8).

La reconstitution des noyaux et la séparation des deux individus se font comme dans le *B. caudatus*.

3° *Bodo edax Klebs.*

(Pl. XVIII, fig. 14-27.)

Nous rapportons à cette espèce une forme dans laquelle nous avons pu également, malgré les faibles dimensions du corps, suivre la division du noyau dans ses rapports avec la bipartition des individus.

La longueur est de 12 à 15 μ, la largeur de 6 à 7 μ.

La face qui porte les flagellums est plate, alors que l'autre face est bombée surtout à la partie postérieure ; la vacuole contractile se trouve près du point d'insertion des flagellums et le noyau est central (Pl. XVIII, fig. 14-18).

On conçoit qu'il n'est pas facile, sur un organisme aussi petit, de suivre les détails de la mitose : nous n'avons vu que quelques stades assez peu démonstratifs de la prophase ; mais, par contre, nous avons pu reconnaître tous les stades de l'anaphase ; en particulier, les deux corpuscules polaires accompagnés chacun de leur masse chromatique se détachaient avec la plus grande netteté (Pl. XVIII, fig. 21-24).

La largeur du corps, au début de la bipartition, ne dépasse guère 12 μ.

La vacuole contractile est limitée par une surface qui se colorait parfois en rose avec l'hématoxyline et le picro-carmin ; au moment de la division, on en aperçoit une au voisinage de chaque corpuscule polaire lorsque les préparations sont réussies : ces deux vacuoles proviennent sans doute de la vacuole unique primitive.

Il est plus difficile de dire comment se comportent les

flagellums ; il semble que chaque moitié du corps emporte un des anciens et que le second apparaît par nouvelle formation.

Nous avons suivi la bipartition de deux individus de cette espèce (Pl. XVIII, fig. 26) ; elle a lieu très rapidement. Nous avons compté six à sept minutes depuis le moment où on aperçoit les premiers symptômes du dédoublement jusqu'à la séparation finale. Pendant ce temps, nous n'avons vu qu'un flagellum pour chaque moitié ; ils sont d'abord rapprochés, puis ils gagnent progressivement les côtés de façon à se montrer aux deux extrémités d'un même diamètre.

Si on n'assistait qu'au dernier stade de la bipartition (Pl. XVIII, fig. 26), celui où le mince trabécule qui réunit les deux moitiés s'étire et finalement se rompt, on pourrait croire que la division est transversale. Mais le déplacement des flagellums indique bien qu'il s'agit d'une division longitudinale, ce qui résulte d'ailleurs de l'étude des phénomènes de mitose.

En résumé, il ressort nettement de ces recherches que les espèces du genre *Bodo* ont un mode de division du noyau analogue à celui de l'*Amœba limax*.

Nous nous trouvons en présence d'une lignée phylogénétique d'un caractère tout à fait intéressant.

Il y aura lieu de rechercher si tous les représentants du groupe des *Bodonina* Butschli (1) montrent ce même mode de division.

Nous avons montré ailleurs que tous les Eugléniens ont évolué avec un mode de division du noyau identique chez tous les genres et toutes les espèces (2).

Il est déjà évident pour nous qu'il existe chez les Flagellés une série qui a évolué avec ce mode de mitose que nous venons d'étudier chez les *Bodo*.

(1) Butschli : *Protozoen in Bronn, Klassen den Thierreichss*, Bd. I.

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (le Botaniste, série VIII, p. 97-357).

Nous allons mettre en parallèle maintenant un autre ensemble de Flagellés chez lesquels la division nucléaire a lieu par téléomitose comme dans l'*Amœba Gleichenii.*

2e série. — La division nucléaire a lieu suivant le type de l'Amœba Gleichenii.

Nous commencerons par l'étude d'un type appartenant aux Rhizomastigacées.

Senn (1) réunit sous ce nom les genres *Actinomonas*, *Pteridomonas*, *Mastigamœba*, *Dimorpha* et *Cercobodo*, tandis que Klebs n'y fait entrer que les deux genres *Mastigamœba* et *Dimorpha* (2).

Une discussion sur les affinités de chacun de ces genres serait actuellement sans objet ; nous pourrons plus utilement revenir sur cette question quand nous aurons étudié avec détail un représentant de ce groupe.

Cercomonas longicauda Duj.

(Pl. XIX, fig. 1-25.)

Cette espèce a été rangée par Klebs dans le genre *Dimorpha* et par Senn dans le genre *Cercobodo* : on la rencontre très fréquemment dans les infusions.

Le corps se montre sous divers aspects ; la forme que l'on peut considérer comme normale est pourvue de deux flagellums.

Le corps a parfois un contour très régulier et présente une forme ovale, plus rarement presque globuleuse ; les flagellums s'insèrent au même point, tout à fait à l'extrémité antérieure. Dans quelques individus, nous avons vu nettement un rhizoplaste allant jusqu'au noyau, mais le fait semble plutôt rare (Pl. XIX, fig. 1.)

(1) Senn : *Flagellata* (Die naturl. Pflanzenf. I Theil. I Abth., Leipzig, 1900, p. 113).

(2) Klebs: *Loc. cit.*, p. 294.

La longueur est de 20 à 30 μ sur une largeur de 14 à 15 μ.

Les deux flagellums sont à peu près d'égale longueur ; celui d'avant s'agite de droite à gauche pendant le mouvement, alors que l'autre est traîné à l'arrière.

Klebs a vu deux vacuoles contractiles au voisinage des flagellums chez plusieurs individus ; mais d'autres individus montraient ces vacuoles beaucoup plus bas, et quelques-uns n'en possédaient qu'une.

Il faut croire que cette espèce offre à cet égard de nombreuses différences, car nous avons remarqué plusieurs fois que le nombre des vacuoles pouvait s'élever jusqu'à six, distribuées irrégulièrement dans tout le cytoplasme, et elles nous ont paru toutes également contractiles (Pl. XIX, fig. 5).

Le cytoplasme est finement granuleux, ainsi que l'a décrit Klebs.

Nous allons maintenant rappeler les principales transformations qu'on observe dans cette espèce.

Très souvent, la partie postérieure du corps se déforme et s'allonge en pseudopodes plus ou moins nombreux semblables à ceux d'une Amibe (Pl. XIX, fig. 3-4) ; dans ce cas, l'un des flagellums peut disparaître complètement ; il se reforme plus tard au moyen d'un pseudopode qui s'étire en filament.

Nous ne reviendrons pas sur cette transformation de pseudopodes en flagellums que nous avons décrite autrefois ; mais nous signalerons ce fait assez curieux d'un individu qui, au lieu des deux flagellums ordinaires, possèdait des prolongements filiformes plus nombreux, les uns dirigés en avant, les autres orientés vers la partie postérieure du corps (Pl. XIX, fig. 7-10).

Le noyau est rarement central ; il se trouve ordinairement vers le premier tiers antérieur ; comme structure, il présente une membrane nucléaire, une zone de nucléoplasme incolore et un gros nucléole central (Pl. XIX, fig. 1).

La division est longitudinale ; elle n'a pas lieu par étirement et rupture d'un long trabécule, comme dans les *Bodo* ; la séparation se fait au moyen d'une échancrure et les deux groupes de flagellums se voient dès le début ; c'est ce qui explique que certains individus d'apparence normale possèdent quatre flagellums. Nous avons reproduit une de ces divisions observée à 10 h. du matin et qui s'est achevée en quelques minutes (Pl. XIX, fig. 11-12).

La petitesse du noyau est telle qu'il n'est pas facile d'interpréter tous les stades ; on peut dire cependant qu'il s'agit d'une téléomitose semblable à celle de l'*Amœba Gleichenii*, mais moins nette en ce qui concerne le rôle et la manière d'être du nucléole.

A un moment donné de la prophase, il est remplacé par quatre ou cinq granulations chromatiques qui représentent les chromosomes (Pl. XIX, fig. 13-14.)

On observe la formation d'un fuseau, un stade de la plaque équatorial avec dédoublement des chromosomes, un stade tonnelet (Pl. XIX, fig. 15-28).

Jusque-là, on ne voit aucune trace de bipartition du corps ; celui-ci est encore plus ou moins globuleux.

Nous assistons alors à la reconstitution des nouveaux noyaux (Pl. XIX, fig. 22-25) ; la substance achromatique disparaît entre chaque groupe de chromosomes ; ceux-ci deviennent indistincts ; chaque noyau se montre alors comme un simple corpuscule chromatique ; c'est à ce moment précis qu'a lieu la séparation du corps en deux nouveaux individus. La chromatine va se condenser en un nouveau nucléole et le noyau reprend sa structure normale.

Tous les auteurs s'accordent à regarder les *Cercomonas* et les autres Rhizomastigacées comme établissant la transition avec les Rhizopodes et les Amibes en particulier.

Or nous voici en présence d'un *Cercomonas* dont le noyau se divise comme celui de l'*Amœba Gleichenii*, alors que le

noyau des *Bodo* se comporte exactement comme celui de l'*Amœba limax*.

Si nos vues sont exactes, il y a là le point de départ de deux lignées phylogénétiques indépendantes qu'il s'agira maintenant de faire mieux connaître.

Dans ce cas, les affinités des *Cercomonas* et des *Bodo* seraient loin d'être aussi étroites que le pensait Krassilschikts (1) et aussi Klebs, puisque, dans notre opinion, les deux genres se trouvent sur deux lignes différentes de l'évolution.

Nous avons dû nous contenter de signaler l'existence du rameau qui part de l'*Amœba limax* et se continue avec les Bodoninées en se dirigeant peut-être du côté des Eugléniens ; nous allons maintenant suivre celui qui montre dans ses représentants la téléomitose normale ; il commence avec les *Cercomonas*, se retrouve chez les *Monas*, les *Anthophysa*, etc.

Genre *Monas*.

Les *Monas* présentent des difficultés particulières dans leur détermination.

Senn place dans ce genre (2) des espèces ayant le corps sphérique ou ovale, à contour faiblement amiboïde, ayant de 2-3 μ. Il existe deux flagellums insérés à l'avant, dans une sorte de petite encoche : l'un est de la longueur du corps environ, l'autre est court, il a 1/3-1/6 de la longueur du corps. Francé a dessiné une collerette pour le *Monas vivipara* et le *Monas vulgaris* (3). Senn attribue cette interprétation à une erreur due à l'existence de deux flagellums courts accompagnant le long flagellum médian et qui ont

(1) Krassilstschik : *Ueber eine neue Flagellate Cercobodo laciniægerens* (Zool. Anz., 1886).

(2) Senn : *Loc. cit.*, p. 131.

(3) Francé : *Der organismus der Choanoflagellaten*, Budapest, 1897.

été figurés par Stein dans le *Monas guttula* et le *Monas vivipara* (1).

Mais Prowazek, qui a étudié le *Monas vivipara*, n'a vu qu'un petit flagellum à côté du grand, et nous avons fait la même constatation dans le *Monas vulgaris*.

Le protoplasma renferme des globules d'huile et aussi une substance analogue à la leucosine : une vacuole contractile se trouve à l'avant ; l'arrière du corps se prolonge chez certaines espèces en un pseudopode ou une sorte de pédicelle. Le *Monas sociabilis* Meyer forme parfois des colonies d'individus réunis en rosette.

On ne savait rien, avant nos recherches, du mode de divisions du noyau.

Nous allons voir que de nombreux problèmes intéressants se posent à l'occasion du développement de ces Flagellés en ce qui concerne leur structure, leur mode de sexualité, leur développement.

Monas vulgaris.

(Pl. XX-XXII.)

Nous avons présenté à l'Académie des sciences, dans sa séance du 2 février 1903 (2), une note sur cette espèce : nos conclusions étaient les suivantes :

1° La bipartition du corps est longitudinale ; elle est accompagnée d'une croissance rapide, dans la partie antérieure du corps qui a pour résultat d'amener en opposition les deux extrémités des cellules-filles.

2° Le noyau se divise suivant le mode indirect ; c'est une téléomitose semblable à celle des Chlamydomonadinées ; nous l'avons retrouvée avec les mêmes caractères chez l'*Anthophysa vegetans*.

(1) Stein : *Loc. cit.*, Pl. I-II.

(2) P.-A. Dangeard : *Observations sur le Monas vulgaris* (Comptes rendus Acad. sc., n° 5, t. CXXXVI).

3° Le blépharoplaste et le rhizoplaste sont très apparents dans le *Monas vulgaris* ; on ne saurait assimiler le premier de ces organes à un centrosome, puisqu'il reste inclus dans l'ectoplasme pendant la téléomitose.

La même année, mais quelques mois plus tard, Prowazek publiait une étude sur les Flagellés (1) ; on y trouve d'excellentes choses sur le mode d'insertion des flagellums chez plusieurs Flagellés, et aussi sur la structure du noyau ; nous aurons cependant à formuler des réserves sur un certain nombre des conclusions.

En ce qui concerne les *Monas* par exemple, Prowazek admet que le noyau de ces êtres se divise par amitose, alors que nous venions d'annoncer l'existence d'une karyokinèse normale.

Ayant distingué 4 types de structure dans le noyau des Flagellés, Prowazek range le noyau des *Monas* dans la seconde catégorie ainsi caractérisée : « Blaschenkerne mit einem stark farbbaren « Innenkorper » der falschlich immer wieder Nucleolus genannt warde, einer kernsaftzone mit einem mehr oder weniger deutlichen Gerust und einer kernmembran, die oft nur als ein enifacher kontur nachweisbar ist (2). »

Dans ces noyaux, au moment de la division, on verrait le corpuscule central persister et s'allonger en biscuit, avant de se séparer en deux moitiés ; il n'existerait pas de chromosomes. Or, dans l'étude qui va suivre et qui n'est que le développement avec figures de notre note de 1903, nous allons pouvoir suivre tous les détails d'une karyokinèse ordinaire.

Le *Monas* que nous avons étudié s'était développé en très grande abondance dans une infusion de foin ; il est assez voisin du *Monas vivipara*, mais il ne possède ni point oculi-

(1) Prowazek : *Flagellatenstudien* (Arch. fur. Protistenk., 2e partie, t. II, 1903).

(2) Prowazek : *Loc. cit.*, p. 203.

forme ni pédicelle postérieur : nous l'avons rapporté au *Monas vulgaris*.

L'organisation de ce *Monas* est très simple : c'est une sphère de protoplasma ayant 8 à 12 μ de diamètre. Si la forme globuleuse est la plus fréquente et rappelle celle du *Monas guttula* Ehrbg., il est cependant des individus qui ont le corps plus ou moins ovale ou elliptique.

A l'avant, se trouvent deux flagellums d'inégale longueur : l'un est égal à près de deux fois la longueur du corps ; le second ne dépasse guère la moitié de cette même longueur (Pl. XX, fig. 1-9).

On admettait que les *Monas vivipara* et *vulgaris* possédaient deux flagellums accessoires au lieu d'un seul, or Prowazek n'en figure qu'un pour le *Monas vivipara*, et notre espèce n'en possédait certainement qu'un seul également.

Les deux flagellums sont insérés au même point sur un petit nodule colorable inclus dans la couche corticale ou ectoplasme ; le noyau se trouve à une faible distance au-dessous du blépharoplaste ; il est relié à celui-ci par un cordon chromatique plus ou moins épais qui représente le rhizoplaste.

Nous avons trouvé exceptionnellement chez un individu deux blépharoplastes, ce qui correspondait à un écartement anormal de deux flagellums (Pl. XX, fig. 6).

En dehors de la vacuole contractile antérieure, il existe une ou plusieurs vacuoles d'inégale grandeur ; assez souvent, toute la partie postérieure du corps est occupée par une très grande vacuole, de sorte que le cytoplasme granuleux se trouve seulement dans la moitié antérieure ; parmi les autres vacuoles, on en trouve qui sont remplies par des amas de bactéries : ce sont des vacuoles digestives (Pl. XX, fig. 8).

Nous n'avons pas remarqué chez cette espèce la tendance à la formation d'une sorte de pédicelle à l'arrière, comme la chose existe pour le *Monas vivipara*.

Le noyau, comme nous l'avons vu, est situé au voisinage du point d'insertion des flagellums ; il est sphérique ; sa structure à l'état de repos est la suivante : on y distingue une membrane nucléaire, une zone plus ou moins épaisse de nucléoplasme incolore et un nucléole central de grosseur variable.

Nous allons maintenant indiquer les détails de la division.

Nous représentons fig. 11-18 (Pl. XX) les aspects successifs de la division observés sur le vivant : ils nous permettront de mieux comprendre les changements d'ordre histologique qui se produisent en même temps.

L'individu en division possédait déjà ses deux groupes de flagellums éloignés l'un de l'autre : dans chaque groupe, le flagellum le plus long s'agitait constamment en se contournant en hélice, et à quelque distance du point d'insertion se trouvait une vacuole contractile ; chaque vacuole apparaît pour disparaître brusquement dans l'espace de 10 à 20 secondes. Le cytoplasme est homogène et incolore entre les deux groupes de flagellums ; c'est là que se trouve le noyau en division ; au-dessous se trouve du protoplasma granuleux. Le déplacement des points d'insertion des flagellums qui s'éloignent l'un de l'autre jusqu'à se placer dans le prolongement du même axe indique pour chaque instant de la division la position exacte de la partie antérieure de chaque zoospore. Au bout d'un 1/4 d'heure, la bipartition était terminée ; les deux nouveaux individus s'éloignaient l'un de l'autre après étirement et rupture du mince trabécule qui les réunissait.

Examinons maintenant comment se comporte le noyau pendant cette bipartition.

A la prophase, le nucléole disparaît peu à peu, pendant que des granules de chromatine se montrent dans le nucléoplasme ; ces granules se disposent en une plaque équatoriale, pendant que le nucléoplasme s'allonge en un fuseau

dont les extrémités très fines viennent s'appuyer de chaque côté sur le périplaste (Pl. XXI, fig. 1-3).

Ce fuseau est perpendiculaire à l'axe du corps, et il est situé au-dessous de l'insertion de flagellums.

Au stade de la plaque équatoriale, il n'existe encore parfois que les deux flagellums primitifs ; le blépharoplaste est donc situé assez exactement au-dessus des chromosomes (Pl. XXI, fig. 1).

Le nombre des chromosomes est difficile à compter d'une façon exacte, car ils sont très petits. Sur le noyau vu de profil, on ne voit que trois ou quatre bâtonnets si courts qu'on peut les prendre pour des granules ; mais sur la plaque équatoriale vue de face, on peut alors compter huit chromosomes environ (Pl. XXI, fig. 4).

Lorsqu'on regarde ainsi de face la plaque équatoriale, il est très facile de commettre une erreur ; comme on n'aperçoit pas dans ces conditions le fuseau lui-même, la plaque équatoriale produit l'effet d'un noyau sphérique et granuleux.

La plaque équatoriale se dédouble comme dans la téléomitose ordinaire, et c'est aussi à ce moment que l'on commence à distinguer les deux groupes de flagellums (Pl. XXI, fig. 2, 8, 9).

Autant que nos observations permettent de l'affirmer, il semble que le groupe des deux flagellums anciens n'a pas modifié sa structure : son blépharoplaste continue à faire partie de l'enveloppe et le rhizoplaste se relie à la substance achromatique du fuseau au voisinage immédiat de la plaque équatoriale en dédoublement. Le second groupe de flagellums est également en relation avec la substance achromatique, mais le blépharoplaste n'est pas encore différencié : il se montre un peu plus tard.

La plaque nucléaire se sépare en deux moitiés qui s'éloignent l'une de l'autre : c'est à ce moment qu'on aperçoit nettement le second groupe de flagellums. Il ne faut pas ou-

blier que le fuseau est au contact même du périplaste : dans ces conditions, il est présumable que les nouveaux flagellums prennent naissance aux dépens de la substance achromatique du fuseau.

Quoi qu'il en soit, au moment où les deux plaques se séparent, on trouve d'un côté l'ancien groupe de flagellums avec le blépharoplaste, et de l'autre côté le nouveau groupe sans blépharoplaste apparent (Pl. XXI, fig. 5); les points d'insertion sont situés l'un à droite, l'autre à gauche des plaques chromatiques ; ils conservent cette situation, si bien qu'à l'anaphase, lorsque le second blépharoplaste s'est différencié, on a tout à fait l'illusion d'un noyau en division, dont les blépharoplastes représenteraient les centrosomes (Pl. XXI, fig. 10-17).

On conçoit qu'en présence de cet aspect de l'anaphase, nous avons été très perplexe sur l'interprétation à donner aux blépharoplastes.

Nous nous refusons cependant à les assimiler à des centrosomes pour les raisons suivantes :

1° Nous avons rencontré des fuseaux au stade équatorial avec des extrémités dépourvues de tout nodule chromatique : le blépharoplaste ancien se trouvait au-dessus du groupe des chromosomes ;

2° Le second blépharoplaste nous a toujours paru être de nouvelle formation.

Au stade tonnelet, les chromosomes perdent de leur netteté : ils sont unis en un disque chromatique d'apparence homogène ; l'intervalle qui sépare les deux disques est d'abord fibrillaire ; plus tard, il est complètement incolore ; on voit ensuite le cytoplasme ordinaire occuper l'espace qui sépare les deux nouveaux noyaux (Pl. XXI, fig. 17).

Par suite de la forte croissance qui se produit à la partie antérieure du corps, les deux noyaux s'éloignent de plus en plus l'un de l'autre : à un moment, le corps a un contour triangulaire, deux des angles étant occupés par les noyaux;

la partie postérieure présente une très grande vacuole ou plusieurs plus petites.

Le contour devient ensuite elliptique, et les deux noyaux viennent progressivement occuper les extrémités du grand diamètre ; la partie centrale est alors parfois parsemée de nombreuses vacuoles (Pl. XXII, fig. 1-12).

C'est à ce moment que l'étirement se produit, suivi de la séparation définitive.

Les noyaux n'ont pas encore repris leur structure de l'état de repos ; les disques chromatiques se sont arrondis en une sphère qui continue d'être sensible aux réactifs colorants ; cette sphère est nettement délimitée et recouverte probablement déjà d'une membrane nucléaire.

Ce n'est qu'après la séparation des individus que la sphérule nucléaire perd son caractère homogène : le nucléole apparaît au milieu par une condensation de la chromatine qui laisse voir alors la zone de nucléoplasme incolore.

En résumé, la division de ce *Monas* est fort intéressante non seulement parce qu'il s'agit d'une division avec fuseau, chromosomes distincts et toutes les phases d'une téléomitose normale ; mais encore parce que la question de la naissance des nouveaux flagellums s'y trouve posée nettement, sinon résolue.

Nous devons faire remarquer avec quelle facilité on pourrait se tromper sur le sens de la division du corps dans un *Monas*, si on s'en tenait aux phénomènes morphologiques et aux apparences : les derniers stades observés sur le vivant donnent l'impression d'une division transversale.

L'erreur a dû se produire pour d'autres Flagellés, et il est extrêmement probable que la prétendue division transversale de l'*Ancyromonas sigmoïdes* Kent est, en réalité, une bipartition longitudinale.

Nous avons observé dans notre culture de nombreux kystes appartenant à cette espèce : ils étaient sphériques, d'un diamètre de 10 μ environ, avec une membrane mince

devenant de teinte jaunâtre ; le contenu était hyalin homogène ou légèrement granuleux ; au centre se trouvait un noyau unique à structure normale (Pl. XX, fig. 10).

Malheureusement, nous n'avons pas suivi le développement de ces kystes ; nous aurions pu faire d'utiles comparaisons avec les faits intéressants signalés par Prowazek à propos des kystes du *Monas vivipara*.

Ce savant a rencontré dans cette espèce des cellules à deux noyaux qu'il considère comme formées par la fusion de deux individus ; le cytoplasme est alors très vacuolaire, et les noyaux ont un contour irrégulier avec un gros nucléole.

Ces cellules s'arrondissent en sphère : il y a formation d'une membrane réfringente à double contour qui semble laisser en dehors d'elle une petite portion de la cellule primitive.

La membrane n'est pas unie sur toute l'étendue de sa surface : « Die Cysten membran hat auf der einen Seite einen kraterartigen Deckelaufsatz, der central durchbohrt ist, von dieser Offnung geht nach innen noch ein undeutlicher spulen artiger An satz (1). »

Le phénomène le plus intéressant consiste dans les changements qui se produisent à l'intérieur des noyaux et qui sont suivis par une fusion de ces noyaux.

Les nucléoles que l'auteur désigne sous le nom « d'innenkorper » sont d'abord très gros ; ils abandonnent peu à peu leur chromatine dans la zone incolore extérieure et ils disparaissent : les deux noyaux ont alors la forme de deux gros corpuscules chromatiques, à contour étoilé, qui vont se fusionner en un noyau unique. Le cytoplasme est disposé en réseau, avec des épaississements aux angles des mailles.

Le contenu cellulaire se contracte et s'éloigne de la membrane du kyste : il renferme des grains réfringents, diffici-

(1) Prowazek : *Loc cit.*, p. 207.

lement solubles dans les acides et ne donnant pas avec l'iodure de potassium la réaction du glycogène.

Nous aurons à revenir sur cette observation et sur son interprétation, car nous avons trouvé des faits analogues chez l'*Anthophysa elegans* ; mais nous ne croyons pas que les kystes de notre *Monas* aient une origine et une structure semblables : notre attention se serait sans doute trouvée attirée par des particularités de cet ordre.

Anthophysa vegetans Stein.

(Pl. XXIII, fig. 1-25 ; Pl. XXIV, fig. 1-24.)

Cette espèce a été souvent étudiée ; Stein en particulier lui a consacré une planche presque tout entière dans son bel ouvrage sur les organismes des infusoires (1) : aussi notre intention était tout d'abord de limiter nos recherches à la division du noyau ; les circonstances ont voulu que nous passions ensuite beaucoup de temps à élucider certains points du développement.

Nous commencerons par celles de ces recherches qui ont porté sur la structure du noyau et son mode de division : elles datent de plusieurs années.

Les zoospores sont, comme on le sait, groupées en colonies plus ou moins globuleuses ; chacune de ces colonies sécrète à sa partie inférieure une substance jaune ou brune, d'aspect chitineux, qui lui constitue une sorte de pédicelle ; tous ces pédicelles réunis forment une sorte de tronc commun qui est ramifié de diverses façons et dont le diamètre est également variable. Les ramifications se produisent lors de la fragmentation des colonies.

Chaque zoospore prise en particulier est élargie à l'avant et amincie en pointe allongée à l'arrière ; en d'autres termes, l'ensemble de chaque individu a une forme conique, et ce

(1) Stein : *Loc. cit.*, Pl. V.

sont ces cônes qui, étant groupés par leur pointe, constituent une colonie sphérique (Pl. XXIII, fig. 1-5).

Le diamètre est de 6 à 10 μ et la longueur, en y comprenant l'extrémité amincie, peut aller jusqu'à 20 μ et davantage. A l'avant sont insérés deux flagellums d'inégale longueur : l'un reste court, alors que la longueur du second dépasse celle du corps.

Leur mode d'insertion rappelle tout à fait celui des *Monas*; on y trouve un petit blépharoplaste duquel se détache parfois assez nettement un fin rhizoplaste qui s'étend jusqu'au contact du noyau (Pl. XXIII, fig. 5).

La partie antérieure du corps est souvent dissymétrique ; le protoplasma se prolonge en une sorte de petit rostre et les deux flagellums semblent alors insérés au fond d'une échancrure. On rencontre d'ailleurs à cet égard d'assez nombreuses différences, mais il est bien rare qu'on ne puisse reconnaître une certaine irrégularité.

Il existe un granule rouge représentant le point oculiforme : il est situé à une faible distance du point d'insertion des flagellums.

Nous avons parfois observé à la partie interne du périplaste des sortes de granulations ou de bâtonnets qui sont disposés à côté les uns des autres en un dessin régulier : ces sortes de formations se voient après l'action des colorants, et en particulier de l'hématoxyline (Pl. XXIII, fig. 7-8); nous en avons signalé autrefois chez les Eugléniens et elles existent chez nombre de Flagellés.

Le noyau est situé à l'avant du corps, tout près de la surface, comme chez les *Monas* : on y distingue une membrane nucléaire, un gros nucléole central et une zone de nucléoplasme incolore.

La division se fait comme chez les *Monas* : à la prophase, le nucléole diminue de volume et la chromatine s'accumule en croissant dans le nucléoplasme (Pl. XXIII, fig. 3).

Nous représentons trois stades de cette division :

1° Un beau stade de la plaque équatoriale avec des chromosomes bien distincts (Pl. XXIII, fig. 3) : on en voit 4 de profil, ce qui permet de supposer qu'il en existe de 8 à 10 environ ; le fuseau a un contour elliptique ; aucun centrosome n'est visible aux pôles : mais au-dessus de l'un de ces derniers on aperçoit un flagellum qui se détache de la membrane sans blépharoplaste apparent ;

2° Dans cette même colonie, un des individus montre un noyau au stade de la séparation des chromosomes ; ceux-ci sont encore distincts ; le fuseau s'est un peu allongé, et nous avons noté également à l'un des pôles la présence d'un flagellum inséré sur le périplaste ;

3° Sur une autre colonie, nous avons vu un très joli stade tonnelet (Pl. XXIII, fig. 2) : le fuseau est perpendiculaire à l'axe du corps ; les stries achromatiques sont visibles ; aucune trace de centrosome ; à l'un des pôles, on distingue deux flagellums d'inégale longueur ; l'autre pôle ne présente encore rien de semblable. Dans cette même colonie, les noyaux sont à des stades différents.

La reconstitution des noyaux a lieu comme chez les *Monas* ; les chromosomes deviennent indistincts et le noyau se présente comme un corpuscule homogène qui se colore en toutes ses parties comme s'il était imprégné uniformément de chromatine ; cette chromatine se condense alors en un nucléole central.

Nous avons souvent rencontré, au moment de ces premières observations, des individus avec deux noyaux à l'état de repos (Pl. XXIII, fig. 6) ; ces deux noyaux sont placés soit à droite et à gauche de l'axe longitudinal, soit l'un au-dessus de l'autre ; les deux flagellums, dans ce dernier cas, peuvent être unis avec le noyau supérieur à la façon ordinaire par un blépharoplaste et un rhizoplaste.

A cette époque, nous ignorions la signification qu'il fallait accorder à ces zoospores binucléées ; nous pensions qu'il s'agissait d'individus dans lesquels pour une raison ou pour

une autre la bipartition du corps s'était trouvée empêchée ou retardée. Nous verrons plus loin qu'il s'agit d'un phénomène normal se rattachant à la reproduction.

Dans ces mêmes cultures, nous avons eu l'occasion d'observer, sur des individus libres, des déformations amiboïdes du genre de celles qui ont été figurées par Stein ; elles étaient même parfois beaucoup plus prononcées ; ainsi, nous avons vu un unique pseudopode à l'arrière atteindre la longueur de 70 μ ; quelquefois, l'extrémité du pseudopode était renflée, comme s'il s'agissait d'un stade de division.

Il nous a été donné, depuis notre arrivée à Paris, de poursuivre cette étude sur d'autres matériaux.

Ceux-ci nous ont été fournis par une culture de Vauchéries entrées en putréfaction ; nous avions mélangé à cette culture des Bactéries provenant de la source sulfureuse de Passy et un voile s'était formé à la surface. Ce voile n'était au début qu'un nuage très léger, formé par des colonies d'*Anthophysa* ; plus tard, les colonies se sont désagrégées ; les individus qui les composaient sont devenus libres, et se sont multipliés rapidement. Cela à tel point que notre première impression fut d'avoir affaire à une espèce de *Monas*. En examinant plus attentivement cette culture, nous reconnûmes qu'il s'agissait réellement des zoospores libres de l'*Anthophysa*.

En effet, nous pouvions constater la tendance de ces zoospores à se grouper en colonies ; elles s'allongent à leur partie postérieure en un pseudopode qui se fixe à un support quelconque ou s'attache simplement à des pseudopodes d'autres individus (Pl. XXIII, fig. 10).

Certains de ces groupements ressemblent tout à fait à ceux que Stein a figurés pour son *Cercomonas termo* ou *Monas termo* d'Ehrenberg (1).

La ressemblance est tellement frappante que nous nous

(1) Stein : *Loc. cit.*, Pl. I.

demandons si ce *Cercomonas termo* n'aurait point un second flagellum, auquel cas nous n'hésiterions pas à le considérer comme une forme libre d'*Anthophysa.*

Tout au début des cultures, on trouve tous les états entre des colonies normalement constituées, des groupements irréguliers et des zoospores libres; plus tard, en faisant des ensemencements en différents liquides, nous n'avions plus que des individus séparés qui se multipliaient à la façon des *Monas.*

Les zoospores ont une forme assez variable, ovales, globuleuses ou pyriformes ; le diamètre des plus grosses atteignait 7 ou 8 μ sur une longueur moyenne de 12 μ ; elles ont par ailleurs tous les caractères des zoospores d'*Anthophysa* tels que nous les avons décrits plus haut : point oculiforme situé au voisinage de l'échancrure ; flagellums d'inégale longueur ; blépharoplaste et rhizoplaste visibles après une bonne coloration (Pl. XXIII, fig. 10-14).

Comme nous avons constaté que l'espèce pouvait se multiplier très longtemps sous cette forme sans revenir à l'état associé, nous avons jugé utile de suivre en détail le développement, afin de mettre en garde contre une confusion possible avec un *Monas.*

Au point de vue mouvement, on peut dire que ces zoospores sont très actives ; elles filent droit devant elles en tournant plus ou moins ; elles s'arrêtent, repartent, changent de direction ; à l'arrêt, on les voit souvent pivoter sur place. Si le mouvement est lent, il y a une sorte de balancement de droite à gauche.

La *nutrition* se fait surtout aux dépens des Bactériacées de la culture ; nous avons dessiné un individu qui avait ingéré une Bactériacée filamenteuse (Pl. XXIV, fig. 1) ; le filament, étant plus long que le corps, le dépassait par ses deux extrémités ; mais, en général, ce sont des Bacilles, des Micrococques ou plus exceptionnellement de toutes petites algues comme les Chlorelles qui servent à la nutrition de ces zoospores ; le corps renferme parfois quelques grains rouges

de nature résiduelle et qu'il ne faut pas confondre avec le point oculiforme.

On rencontre dans le protoplasma des formations intéressantes dont nous avons cherché à déterminer la nature.

Tout d'abord, on remarque que l'enkystement est précédé par la formation dans le corps de granules réfringents d'abord très petits et peu nombreux, puis plus gros et plus nombreux ; l'acide osmique les colore en brun ou en noir ; ce sont donc des granules de nature oléagineuse.

On a signalé chez les *Monas* ces granules oléagineux; on y a trouvé aussi une substance analogue à la leucosine (1).

Nous avons pu faire un certain nombre d'observations au sujet de cette substance.

La leucosine a surtout été étudiée chez les Chrysomonadinées ; Stein, le premier, l'a signalée chez les *Dinobryon* et les *Uroglena*, et il considérait cette substance comme étant de nature oléagineuse; Woronin l'a rencontrée chez les *Chromulina* et Klebs a établi son existence chez la plupart des Chrysomonadinées. Malheureusement, on ne sait rien de précis sur sa nature ; Klebs (2) a montré que la leucosine n'est pas un corps gras, car elle est soluble dans l'eau ; elle disparaît sous l'action des acides et des alcalis, et aussi bien avec les principaux réactifs fixateurs, tels que l'alcool, l'acide osmique, l'acide picrique, le sublimé, etc. Rostafinski, à propos d'un corps analogue qu'il avait découvert chez l'*Hydrurus* (3), supposait qu'il s'agissait de glucose. Klebs admet qu'on est plutôt en présence d'une substance albuminoïde : « in Form einer koncentrirten, micellaren Losung. » Fisch avait déjà remarqué que la leucosine ne se colore ni par l'iode ni par les autres réactifs colorants (4).

(1) Senn : *Loc. cit.*, p. 131.
(2) Klebs : *Loc. cit.*, p. 396.
(3) Rostafinski : *Hydrurus* (Krahauer Akad., X, 1882).
(4) Fisch : *Unters. über einige Flagellaten* (Zeit. f. wiss. Zool., Bd. XLII, 1885).

C'est bien une substance analogue que nous avons rencontrée dans cette forme dissociée de l'*Anthophysa vegetans* ; elle était peu abondante ou est passée inaperçue dans les conditions ordinaires ; mais elle s'est montrée en grande quantité dans une culture où nous avions mis de la fécule.

La leucosine se présente sous la forme d'un corpuscule arrondi de grosseur variable qui occupe l'extrémité postérieure de la cellule ; son aspect est réfringent ; sa consistance varie depuis l'état sirupeux jusqu'à l'état presque solide (Pl. XXIV, fig. 5, 19-23). Ces corpuscules disparaissent assez lentement dans l'eau ; ils sont détruits assez rapidement par la potasse, l'acide sulfurique, etc. D'autres propriétés sont communes avec la leucosine des Chrysomonadinées ; ainsi Fisch a remarqué chez les *Chromulina* une déformation passive de ces corpuscules sous l'influence du protoplasma ; la même chose existe ici et nous avons pu même suivre lors de la bipartition d'une zoospore, la séparation en deux de la masse de leucosine qui se trouve ainsi répartie entre les deux individus (Pl. XXIV, fig. 15-16). Le fait nous a paru intéressant, car il montre qu'un corpuscule dépourvu de toute vie propre peut donner l'illusion d'un élément cellulaire différencié.

On a voulu voir dans la leucosine un produit d'assimilation en rapport avec la fonction holophytique des phéoleucites.

L'exemple de l'*Anthophysa* nous montre que la leucosine se forme sous l'action de la nutrition ordinaire, et là encore nous mentionnerons une observation intéressante.

La grosseur des corpuscules s'est montrée en relation avec la richesse du milieu en hydrates de carbone qui étaient représentés dans notre culture par les grains d'amidon de la fécule.

Il s'est même produit ce phénomène bizarre et inattendu ; sous l'influence de ce milieu si riche en amidon, les corpuscules de leucosine ont pris des dimensions tout à fait exa-

gérées ; on pouvait suivre jour par jour, dans chaque individu, l'augmentation constante du globule ; alors que le diamètre ordinaire est de 3 à 4 μ, on arrivait à 7 μ et davantage ; tout le corps se trouvait ainsi envahi. Finalement, la zoospore ne comprenait plus qu'un peu de cytoplasme granuleux portant les deux flagellums et remorquant à sa partie postérieure cette énorme sphère de leucosine (Pl. XXIV, fig. 19) ; celle-ci semblait sur une moitié de sa surface en contact direct avec l'eau ; avant la destruction finale, chaque individu ne montrait plus qu'une petite calotte de protoplasma sur laquelle les flagellums s'agitaient encore.

Il est remarquable de voir ainsi les individus dans cette espèce arriver à une mort fatale par suite de l'accumulation en trop grande abondance d'une substance de réserve.

Nous avons vu que Klebs incline à penser que la leucosine est une substance albuminoïde ; nous croyons plutôt qu'il s'agit d'un hydrate de carbone, que l'espèce peut emprunter directement au milieu.

Quant au mode de formation du corpuscule, nous supposons que l'hydrate de carbone en question se dépose tout simplement dans une vacuole, avec une concentration variable.

La leucosine paraît jouer un rôle important lors de l'enkystement ; à ce moment, les zoospores perdent leurs flagellums et s'arrondissent ; le globule de leucosine s'étale alors en croissant à la partie postérieure du corps (Pl. XXIV, fig. 9) ; on le retrouve sous cette dernière forme dans les kystes et au contact direct de la membrane ; mais il y a lieu de croire que la membrane en a emprunté une partie pour sa formation (Pl. XXIV, fig. 14).

Nous aurons l'occasion de revenir plus loin sur le mode de formation et la structure des kystes qui présentent dans cette espèce un intérêt tout spécial ; mais nous voulons auparavant dire un mot d'autres formations que l'on rencontre accidentellement dans les cellules.

Ce sont des sphères qui sont constituées par une quantité de petites spores arrondies. Stein en a figuré une dans un individu de cette espèce ; il la considère comme un germe endogène.

Nous avons montré, il y a une vingtaine d'années, que les germes endogènes, qui étaient considérés par Stein comme les éléments reproducteurs des Flagellés, appartenaient en réalité à des parasites, dont le plus commun est le *Sphærita endogena* Dang.

Il existe d'autres germes endogènes qui représentent seulement des colonies de microbes, comme la chose a lieu dans le *Sappinia pedata* (1).

C'est à cette dernière catégorie qu'appartiennent les germes endogènes de l'*Anthophysa vegetans*.

Nous avons eu l'occasion, au cours de nos cultures, d'en observer un grand nombre ; ces sphères ont un diamètre variable, au maximum 7 à 8 μ ; elles se trouvent, en général, à l'extrémité postérieure du corps, et le globule de leucosine dans ce cas occupe une position médiane (Pl. XXIV, fig. 3,4,5,6) ; ces sphères sont formées par une agglomération de microcoques ; aussi peut-on employer pour les colorer les réactifs colorants usités en bactériologie.

Nous arrivons maintenant à l'étude des kystes. Dans nos premières observations, datant de plusieurs années, nous avions remarqué qu'un assez grand nombre d'individus, situés à l'intérieur même des colonies, étaient binucléés avec des noyaux à l'état de repos ; nous ignorions à ce moment la signification du phénomène.

En mai 1908, nous obtenions à Ségrie une culture de zoospores ayant l'aspect du *Monas vivipara* ; il nous fut facile d'identifier ces zoospores et de les rapporter à l'*Anthophysa vegetans* qui se trouvait là en nombreuses colonies. Dans cette même culture, de nombreux kystes se formèrent ; ils

(1) P.-A. Dangeard : *Contrib. à l'étude des Acrasiées, loc. cit.*

étaient sphériques ; leur contenu montrait de nombreux granules réfringents ; la membrane offrait une épaisseur variable et parfois des stries concentriques (Pl. XXIII, fig. 7-9).

Nous avons retrouvé cet *Anthophysa* au mois de septembre dernier en très nombreuses colonies dans la même station ; cette espèce paraît affectionner l'eau ferrugineuse ; des kystes nombreux se sont produits ; leur diamètre, non compris la membrane, était de 10 μ environ ; mais autour de cette membrane, on apercevait parfois une couche épaisse de mucus à stries concentriques dont la pellicule externe s'imprégnait de rouille (Pl. XXIV, fig. 24).

Or nous allons maintenant montrer que la formation de ces kystes est en rapport avec la présence des individus binucléés ; il s'agit en quelque sorte d'une *reproduction sexuelle rudimentaire.*

C'est en nous servant des échantillons provenant de la source sulfureuse de Passy, et qui nous ont déjà servi pour l'étude de la leucosine, des germes endogènes, etc., qu'il nous a été possible de suivre le développement des kystes.

Comme un grand nombre de ces kystes étaient apparus dans les cultures, l'examen histologique nous montra que tous possédaient d'abord deux noyaux.

Il s'agissait maintenant de rechercher si la présence de ces deux noyaux tenait à l'existence d'une conjugaison de gamètes.

Nous devons dire que l'apparition de cette quantité considérable de kystes était en relation avec une sorte d'épidémie de division, qui entraînait une diminution de taille considérable pour certaines zoopores ; celles-ci arrivaient à n'avoir plus qu'un diamètre de 3 à 4 μ (Pl. XXIII, fig. 13-18).

Dans ces conditions, il était assez naturel de penser que les kystes à deux noyaux provenaient, comme chez le *Polytoma* ou les Chlamydomonadinées, de la fusion de ces petites zoospores remplissant la fonction de gamètes.

Tous nos efforts en ce sens ont été infructueux ; il nous a été impossible d'observer un seul cas de conjugaison, et nous avons acquis la certitude que les kystes d'*Anthophysa vegetans* se forment par *autogamie.*

En examinant des milliers d'individus, voici ce que nous avons constaté : parmi les zoospores de toutes dimensions qui sont mélangées, les unes ont la structure normale et ne possèdent qu'un noyau, alors que les autres possèdent deux noyaux ; *les zoospores binucléées se rencontrent tout aussi bien parmi les plus petits individus que parmi les plus gros* (Pl. XXIII, fig. 17-18). Ce fait explique que les kystes se forment tantôt avec leurs dimensions définitives, lorsqu'ils proviennent des grosses zoospores, tantôt avec un diamètre de 5 μ, si ce sont de petites zoospores qui leur donnent naissance.

Nous allons commencer par ces dernières ; chaque noyau a un diamètre de 1 μ 5, et malgré cette exiguïté, il possède la structure normale ; on y distingue un petit nucléole central et du nucléoplasme incolore limité par la membrane nucléaire ; les deux noyaux sont situés à côté l'un de l'autre ; ces zoospores s'arrondissent et augmentent progressivement de diamètre jusqu'à atteindre 5, 6 et même 10 μ. Pendant cette augmentation de volume, on n'observe pas de membrane proprement dite à la surface ; le cytoplasme, à l'intérieur du kyste, est disposé suivant un mince croissant qui renferme les deux noyaux, le reste étant occupé par une vacuole (Pl. XXIII, fig. 17-18).

C'est lorsque la sphère a atteint 10 μ en diamètre que la membrane se forme ; la quantité de protoplasma a augmenté ; il entoure la vacuole. Les deux noyaux, qui ont maintenant 2 μ, restent assez longtemps à la position qu'ils occupaient ; ils ne sont séparés l'un de l'autre que par un faible intervalle (Pl. XXIII, fig. 23).

La fusion des noyaux se produit assez tardivement, et lorsque la membrane commence à ne plus laisser passer facilement les réactifs colorants (Pl. XXIII, fig. 24-25).

Les deux noyaux s'approchent au contact, et à s'en tenir aux apparences, il se produit dans chacun d'eux une modification de structure ; les nucléoles disparaissent et leur chromatine imprègne uniformément le nucléoplasme ; chaque noyau se présente alors comme un corpuscule chromatique de structure sensiblement homogène ; c'est à cet état qu'on observe la fusion des deux éléments en un seul noyau.

Nous avons en réalité dans ce kyste un œuf à membrane résistante, imperméable ; le protoplasma est disposé sous la paroi en une couche épaisse renfermant le noyau et limitant une large vacuole centrale, parfois subdivisée en deux ou trois.

Lorsque ce sont de grosses zoospores binucléées qui donnent naissance aux kystes, il est plus facile d'établir les détails d'organisation de ces éléments.

On voit par exemple que les noyaux peuvent occuper des positions variables dans le corps ; l'un des noyaux conserve toujours avec le groupe des deux flagellums les relations ordinaires (Pl. XXIII, fig. 5) ; le second noyau est placé tantôt tout à côté dans la situation que lui donne la division transversale dont il provient, tantôt au-dessous et rapproché de la partie postérieure du corps.

Le fait que ces zoospores à deux noyaux ne possèdent qu'un système de deux flagellums avec le blépharoplaste et le rhizoplaste correspondant, confirme le fait qu'il n'existe pas de copulation de gamètes ; lorsque cette copulation existe, comme chez les *Polytoma*, elle est facile à reconnaître à la disposition des noyaux et des flagellums sur les jeunes zygotes.

Tout à fait exceptionnellement, nous avons rencontré une zoospore dont les deux noyaux montraient chacun un rhizoplaste et un blépharoplaste ; il n'y avait aucune trace de flagellums (Pl. XXIII, fig. 16).

Les zoospores binucléées qui donnent naissance aux kystes sont évidemment des individus chez lesquels l'éner-

gie a manqué pour une bipartition complète ; le noyau seul s'est divisé en fournissant les noyaux des deux énergides ; mais le protoplasme n'a pas suivi l'impulsion, et les deux énergides sont restées associées ; l'exemple de la cellule où chaque noyau montre son rhizoplaste et son blépharoplaste montre qu'il s'agit bien de deux zoospores qui auraient dû se séparer et qui sont restées associées faute d'énergie suffisante.

Par conséquent, lorsque ces deux énergides se fusionnent dans le kyste, celui-ci prend le caractère d'un œuf véritable.

Nous aurons à revenir sur cette intéressante question, mais nous tenons auparavant à terminer ce qui a trait à la formation de ces kystes et à leur structure.

Il est bon de remarquer que si les kystes se sont produits en plus grande abondance dans la culture où nous avons observé une *épidémie* de divisions, et comme conséquence une quantité de petites zoospores, ces formations se produisent également dans les cultures ordinaires, alors que les individus conservent leur taille normale ; ceux-ci n'ont alors qu'à s'arrondir et à se recouvrir d'une membrane (Pl. XXIII, fig. 9).

En dehors de la membrane ordinaire, on trouve parfois une épaisseur plus ou moins grande de mucus qui peut se colorer en prenant la teinte de la rouille (Pl. XXIII, fig. 9) : c'est dans ce mucus que se trouvent sur certains kystes des granules résiduels parfois rougeâtres qui ont été abandonnés par le protoplasma ; leur présence pourrait faire croire à tort que le kyste est endogène, qu'il s'est formé à l'intérieur de la cellule, en abandonnant une mince couche de protoplasma superficielle.

Nous avons recherché sans succès la présence de la cellulose dans la paroi des kystes ; celle-ci résiste bien à l'action de l'acide sulfurique ou de la potasse concentrée ; elle a très peu d'affinité pour la safranine, le brun Bismark ; elle se colore par le bleu de Löfler ; la membrane d'une algue

qui se trouvait dans la préparation se comportait de même vis-à-vis de ce dernier colorant.

Nous avons encore remarqué qu'une pression de la lamelle couvre-objet suffit à faire éclater la coque en plusieurs parties (Pl. XXIII, fig. 22) ; on peut donc dire qu'au moins à certains moments, la paroi du kyste est fragile comme du verre.

Les kystes ont conservé une polarité que l'on peut retrouver assez facilement et qui n'est autre que celle même des zoospores ; du côté antérieur, se trouve une sorte de cratère tout à fait semblable à celui qui a été décrit par Prowazek chez le *Momas vivipara* ; il existe un rebord légèrement proéminent qui limite le cratère ; au fond de celui-ci, une plage amincie dessine la ponctuation (Pl. XXIV, fig. 14).

La leucosine, qui forme, on se le rappelle, un globule plus ou moins gros à la partie postérieure des zoospores, se retrouve dans les kystes au contact interne de la membrane et en un point directement opposé au cratère ; elle affecte une disposition en croissant et sa quantité est aussi variable que pour les zoospores elles-mêmes ; les colorants ordinaires n'agissent pas sur elle ; mais on peut réussir à y faire apparaître des stries concentriques (Pl. XXIV, fig. 13).

Nous supposons qu'il s'agit d'un hydrate de carbone.

Les kystes renferment un assez grand nombre de globules réfringents, très brillants ; ils sont de nature oléagineuse, car l'acide osmique les colore en noir ; plus tard, ils font place à une grosse sphère de même nature (Pl. XXIII, fig. 20).

Nous avons fait de nombreux essais en vue d'obtenir la germination de ces kystes ; aucun n'a donné de résultats, et cependant nous disposions d'échantillons par milliers et l'observation a été poursuivie pendant plusieurs mois.

Après une étude du genre de celle que nous venons de faire sur l'*Anthophysa vegetans*, un certain nombre de questions se posent naturellement.

On peut tout d'abord se demander si nous n'avons pas eu dans nos cultures un *Monas* mélangé à l'*Anthophysa* ; nous aurions ainsi confondu les zoospores du *Monas* avec les individus provenant de la dissociation des colonies de l'*Anthophysa*.

L'objection est si naturelle qu'elle s'est présentée constamment à notre esprit au cours de ces recherches.

Notre conviction s'est formée sur les bases suivantes : 1° dans nos cultures d'*Anthophysa* nous assistions à la dissociation des colonies ; 2° les individus, qui se multipliaient ensuite, ressemblaient tous complètement comme organisation et comme structure aux zoospores des colonies ; 3° on rencontrait parmi eux, comme dans les colonies elles-mêmes, des éléments binucléés donnant naissance à des kystes ; 4° les zoospores conservaient, à un degré variable il est vrai la tendance à se fixer par l'extrémité postérieure amincie du corps.

Si nos conclusions sont exactes, comme nous le pensons, il faut admettre que la forme dissociée de l'*Anthophysa vegetans* a du être fréquemment décrite comme *Monas*.

En ce qui concerne particulièrement l'espèce décrite par Prowazek (1) sous le nom de *Monas vivipara*, il est bon de remarquer que le corps est asymétrique et qu'il ne possède que deux flagellums, alors que Stein lui attribue un long flagellum accompagné de deux plus petits. Ajoutons que les kystes décrits par Prowazek ressemblent à ceux que nous venons d'étudier avec plus de détails ; mais il supposait que les cellules binucléées provenaient d'une copulation, alors que nous avons donné la preuve qu'il s'agit de zoospores ordinaires n'ayant pas subi la bipartition après la division du noyau.

Si Prowazek avait représenté quelques individus d'après leur aspect sur le vivant, et si, en même temps, il nous avait

(1) Prowazek : *Loc. cit.*

donné quelques détails sur ses cultures, nous pourrions conclure avec plus de précision ; dans le cas actuel, il faut se borner à signaler les points de ressemblance entre nos deux formes, ce qui pourrait conduire plus tard à une assimilation complète.

Il est trop évident que nous n'arriverons pas sur toutes ces questions de si tôt à la certitude complète ; ce qu'il importe, c'est de pénétrer de plus en plus avant dans la connaissance de la biologie de ces êtres.

Or nous venons de montrer : 1° que la téléomitose existe avec ses principaux caractères chez les *Monas* et les *Anthophysa*, alors que de bons observateurs comme Prowazek s'étaient mépris sur la nature de cette division ; 2° nous avons établi que la reproduction sexuelle dans ce groupe a lieu par une sorte d'autogamie, alors que Prowazek supposait qu'il s'agissait d'une conjugaison ; c'est d'ailleurs à ce savant que revient le mérite d'avoir le premier signalé l'existence de ces kystes à deux noyaux et la fusion qui s'y produit.

L'existence de l'autogamie chez les *Anthophysa* et ses formes *Monas* dissociées, constitue un nouveau point de rapprochement avec les Amibes.

Genre *Trepomonas*.

Le genre *Trepomonas* appartient aux *Distomata* Klebs, c'est-à-dire aux Flagellés qui possèdent deux bouches ; nous avons découvert qu'à cette particularité d'organisation correspond l'existence de deux noyaux.

Trepomonas agilis Duj.

(Pl. XXV, fig. 1-22.)

Le genre *Trepomonas* a été étudié par un grand nombre d'observateurs, Butschli, Stein, Klebs, etc. ; ce dernier

savant nous a fait connaître quelques nouvelles espèces et variétés (1).

L'espèce qui a fait l'objet de nos observations a les caractères du *Trepomonas agilis* ; elle correspond à la variété *communis* de Klebs ; mais nous devons ajouter que les deux autres variétés, *simplex* et *angulatus*, se trouvaient mélangées à la première et que nous avons jugé inutile de les distinguer, puisque toutes les transitions existent entre ces diverses formes.

La morphologie de ce flagellé est assez compliquée ; le corps, vu de face, a un contour ovale ou elliptique (Pl. XXV, fig. 1) ; de profil, il se montre aplati et les deux bords se prolongent, jusqu'à l'extrémité postérieure, en deux ailes qui se recourbent en sens inverse, de sorte que la section transversale offre l'aspect d'un S ; chaque aile recouvre, au niveau de l'équateur, une sorte de crique ou de sillon au fond duquel se trouve une bouche, c'est-à-dire une ouverture qui sert pour l'entrée des aliments ; le *Trepomonas* possède ainsi deux bouches, au voisinage desquelles s'insèrent plusieurs flagellums.

Il existe un certain nombre de Flagellés qui possèdent ainsi deux ouvertures pour l'entrée des aliments ; ils appartiennent aux genres *Gyromonas*, *Trigonomonas*, *Trepomonas*, *Hexamitus*, *Urophagus*, *Spironema* ; on les réunit sous le nom de *Distomatineæ* Senn ou de *Distomata* Klebs.

Malgré les nombreuses recherches dont ces genres ont été l'objet, personne ne se doutait que cette particularité d'organisation pouvait correspondre à l'existence chez ces êtres de deux énergides.

En ce qui concerne plus spécialement le *Trepomonas agilis*, Klebs lui-même ne signale qu'un noyau à l'intérieur du corps : « der blaschenformige Kern, bei welchem bisweilen Butschli ahnlich wie bei *Trigonomonas* zwei dicht

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 343.

zusammenliegende Nucleoli beobachtet hat, liegt bei allen Arten stets und unverruckt im Vorderende (1). »

Nous avons montré, il y a déjà plusieurs années, que le *Trepomonas agilis* représente un organisme double comparable aux deux frères siamois, avec cette différence toutefois qu'il s'agit ici d'une organisation normale se transmettant à travers toutes les générations (2).

Nous donnerons ici le détail de ces observations, avec figures à l'appui, après avoir dit quelques mots de la nutrition.

Nous avons vu que chacune des deux bouches se trouve au fond d'une sorte de sillon à moitié recouvert par un repli marginal du corps ; au voisinage et un peu au-dessus, sont insérés quatre flagellums, ce qui fait huit pour l'ensemble ; de ces quatre flagellums, trois, d'après Klebs, sont assez courts dirigés vers le bas et ne dépassent guère le niveau du sillon ; l'autre flagellum est de la longueur du corps environ ; il est dirigé perpendiculairement à l'axe et sert à la locomotion.

C'est en observant des individus au repos que l'on peut voir facilement l'ingestion des aliments ; ceux-ci, comme nous l'avons constaté nous-même, consistent le plus souvent en Bactéries, plus rarement en petites algues vertes, et autres corpuscules qui se rencontrent dans les putréfactions ; ces particules sont amenées au voisinage de la bouche par le mouvement des trois cils buccaux, et de là ils pénètrent à l'intérieur du protoplasma où on les rencontre ensuite à tous les niveaux (Pl. XXV, fig. 3) ; les résidus sont expulsés à un endroit déterminé du corps, situé à l'extrémité postérieure.

Butschli a montré que le cytoplasme offre un mouvement de rotation dont l'intensité et la direction sont variables ;

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 347.

(2) P.-A. Dangeard : *L'organisation du Trepomonas agilis* Dujardin (Comptes rendus, Acad. sc., n° 26, t. CXXXV).

il a vu également que la vacuole contractile se forme dans la partie médiane du corps, et que de là elle gagne progressivement l'extrémité postérieure où elle se vide de son contenu.

Nous allons maintenant décrire l'appareil nucléaire si curieux des *Trepomonas*.

L'erreur de Klebs, qui figure à la partie antérieure du corps un gros noyau unique, nucléolé, s'explique très probablement par la présence à cet endroit d'un corpuscule alimentaire, d'une petite algue sphérique par exemple ; nous avons retrouvé plusieurs fois à cette même place un corpuscule de ce genre qui, à un examen rapide, aurait pu être confondu avec un noyau (Pl. XXV, fig. 6) ; mais en prolongeant les observations, on s'aperçoit bien vite que des éléments semblables se rencontrent en des points variables du cytoplasme (Pl. XXV, fig. 7).

Il fallait chercher par ailleurs, et c'est alors que nous remarquâmes sur les exemplaires fixés et colorés une formation chromatique en croissant qui occupait tout le bord antérieur du corps et dont les deux extrémités se prolongeaient jusqu'au point d'insertion des flagellums (Pl. XXV, fig. 2-7).

Cette apparence plutôt bizarre nous avait fortement intrigué au début, et nous avons cherché pendant longtemps un noyau en dehors de cet appareil chromatophile.

Cependant, en examinant de plus près cette sorte de croissant, nous pûmes constater qu'il était formé de deux parties renflées, réunies au contact sur la ligne médiane.

L'idée de deux noyaux se faisait jour peu à peu dans notre esprit ; mais leur forme était si particulière, leur position si anormale, que nous n'avancions qu'avec beaucoup d'hésitation.

Au point de vue structure et forme, voici ce que nous pouvions constater ; chaque élément montrait parfois dans sa partie terminale renflée un corpuscule plus chromatique que le reste ; on pouvait vraisemblablement l'assimiler à un

nucléole. Dans ces conditions, on pouvait croire que cette partie renflée était un noyau ordinaire sur lequel un blépharoplaste conique portant des flagellums venait s'insérer. On rentrait ainsi dans la règle (Pl. XXV, fig. 3-4).

Mais certaines constatations faites sur d'autres individus venaient à l'encontre de cette interprétation.

Ainsi parfois il y avait absence de nucléole, et le nucléoplasme se continuait sans aucune transition ni changement depuis une extrémité jusqu'à l'autre (Pl. XXV, fig. 9-10) ; enfin, sur d'autres individus, la membrane nucléaire était très nette, et on la suivait sans discontinuité jusqu'au voisinage des flagellums ; il en était de même à l'intérieur pour le nucléoplasme (Pl. XXV, fig. 6).

Il devenait évident que c'était le noyau lui-même qui se prolongeait ainsi jusqu'au point d'insertion des flagellums ; à cet endroit, on distinguait parfois assez nettement une sorte de petit épaississement comparable à un blépharoplaste (Pl. XXV, fig. 11).

Dans quelques individus, nous avons même aperçu, partant de ce blépharoplaste, une sorte de tronc muni de fines ramifications qui se prolongeaient plus ou moins loin ; nous considérons cet ensemble comme une sorte de rhizoplaste de nature particulière (Pl. XXV, fig. 3).

La position même de ces deux noyaux présente quelque chose d'anormal ; au lieu d'être situés à l'intérieur du corps comme la chose a lieu ordinairement, ils sont placés tout à fait superficiellement ; à peine distingue-t-on parfois un très mince espace entre ces noyaux et la pellicule externe qui limite le corps.

Les deux noyaux sont disposés dans le plan de la plus grande largeur ; on les voit donc tous les deux, si on regarde de face la portion la plus large du *Trepomonas* ; on n'en distingue qu'un seul si le *Trepomonas* est de profil (Pl. XXV, fig. 5, 15).

L'étude de la division nucléaire présentait ici des difficul-

tés plus grandes que partout ailleurs ; nous avons pu constater cependant qu'il s'agit d'une téléomitose analogue à celle des *Monas*.

Le *Trepomonas*, au moment où il se prépare à la bipartition, augmente d'épaisseur ; chaque noyau perd l'aspect qu'il avait précédemment ; il devient plus ou moins globuleux, sans que nous puissions exactement préciser les divers stades de cette transformation (Pl. XXV, fig. 19-20) ; les deux noyaux forment leur fuseau, perpendiculairement à la face la plus large ; les deux tonnelets qui en résultent sont parallèles et très distincts l'un de l'autre, quoique se touchant presque. Les plaques chromatiques sont si petites dans ces tonnelets qu'il semble impossible de compter le nombre des chromosomes ; à la fin de l'anaphase, chaque plaque chromatique s'arrondit en un corpuscule d'apparence homogène (Pl. XXV, fig. 21-22).

C'est alors que se produit une échancrure qui sépare suivant un plan médian vertical les nouveaux individus : ce plan est parallèle à la face la plus large du *Trepomonas* : chaque organisme possède donc deux noyaux d'origine différente ; ceux-ci, en passant à l'état de repos, reprennent leur disposition en croissant.

Le *Trepomonas agilis* représente un organisme double : nous avons proposé de désigner sous le nom de Diplomonadiens les Flagellés possédant cette structure, et sous le nom plus général de Diplozoïdes les animaux ainsi constitués.

Chez le *Trepomonas*, cette anomalie provient soit d'un dédoublement primitif, soit de la fusion incomplète de deux individus ; la première hypothèse nous paraît la plus vraisemblable. On pourrait peut-être même voir l'origine de cette anomalie dans la tendance à la structure binucléée que montrent les zoospores d'*Anthophysa* : ici, l'équilibre s'est trouvé rétabli par la fusion des deux noyaux lors de la formation des kystes; mais on peut supposer que de telles

zoospores à deux noyaux auraient pu se multiplier à la façon du *Trepomonas* : nous penchons pour cette dernière hypothèse et nous attribuons à cette cause l'origine des Flagellés réunis sous le nom de *Diplostomata*.

Nous retrouvons dans l'*Amœba binucleata* un phénomène analogue : cette espèce possède deux noyaux qui se divisent simultanément, il en est de même de l'*Amœba diploidea* (1). L'*Arcella vulgaris* doit être rangée également parmi les Diplozoïdes, à la suite de nos observations sur son appareil nucléaire.

On sait, d'autre part, que chez les Basidiomycètes, les cellules binucléées transmettent de l'une à l'autre deux lignées indépendantes de noyaux ; c'est dans la téleutospore ou dans la baside que s'opère la fusion nucléaire à laquelle on accorde maintenant un peu partout la signification d'acte sexuel.

La question se pose de savoir s'il se produit quelque chose d'analogue au cours du développement chez les Diplozoïdes.

Toutes ces observations ouvrent la voie à de nouvelles recherches : ainsi on devra rechercher si les autres *Distomata*, comme les *Hexamitus* par exemple, possèdent également deux noyaux ; on arrivera aussi à savoir si ces noyaux se fusionnent par autophagie au cours de l'enkystement, comme la chose paraît maintenant probable.

Genre *Codonosiga*.

(T. IX, fig. 1-5.)

Nous avons étudié dans ce genre le *Codonosiga botrytis*.

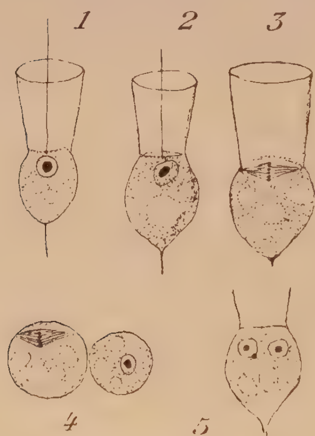
Stein a donné de beaux dessins de cette espèce (2) ; il a marqué exactement la position du noyau et sa structure ;

(1) Nægler : *Loc. cit.*, p. 31-36.
(2) Stein : *Loc. cit.*, pl. VIII.

nous nous contenterons de fournir quelques indications sur le mode de division de ce noyau.

Le corps est ovale ou globuleux et muni à sa partie supérieure d'une collerette assez longue ; le flagellum s'insère sur le protoplasma au centre même de cette collerette (T. IX, fig. 1-2).

Le noyau a un diamètre de $2\,\mu\,5$ environ ; il possède une membrane nucléaire, un nucléole central, et autour du nucléole, une zone de nucléoplasme ; ce nucléoplasme est légèrement chromatique sur les plus gros noyaux ; il se colorait en rose avec les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline.



T. IX. *Codonosiga botrytis*, fig. 1-5.

La division nucléaire est une téléomitose semblable à celle des *Monas* : nous avons rencontré de beaux stades de la plaque équatoriale et de la phase tonnelet ; le fuseau se dispose transversalement ; ses deux extrémités viennent s'appuyer sur le périplaste ; les chromosomes étaient distincts au nombre d'une dizaine environ ; nous n'avons pas vu de centrosomes ; le protoplasma situé au-dessous était vacuolaire (T. IX, fig. 3-5).

Le stade tonnelet n'offrait rien de particulier ; nous noterons seulement qu'à l'anaphase, les deux noyaux reprennent rapidement leur structure normale de l'état de repos (T. IX, fig. 5).

Sur l'unique individu rencontré à cet état, on n'observait aucune trace de bipartition du corps.

On sait que Stein a figuré de nombreux états de division longitudinale ; Francé, d'autre part, a décrit une sorte

de division transversale ressemblant à un bourgeonnement (1).

Il y a lieu de croire que si ce dernier mode de reproduction existe réellement, — ce dont nous n'avons aucune raison de douter, — il doit être précédé, comme la bipartition normale, d'une division nucléaire transversale ; on rentrerait ainsi dans la règle.

2° *Codonocladium umbellatum* Stein.

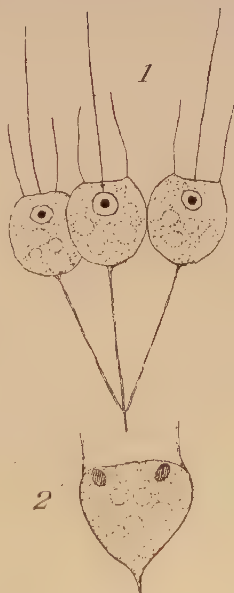
(T. X, fig. 1-2.)

Nous n'avons fait que peu d'observations sur cette espèce.

Le corps est globuleux, d'un diamètre de 10 à 15 μ ; il est muni d'une très longue collerette.

Le noyau ressemble comme structure à celui des *Codonosiga*.

Nous n'avons rencontré que trois aspects de la division : un stade tonnelet, dans lequel on apercevait deux masses chromatiques réunies par un trabécule de même couleur ; un stade analogue rappelant davantage la division d'un *Monas*, et enfin un individu en bipartition possédant deux noyaux à l'état de repos.



T. X. *Codonocladium umbellatum*, fig. 1-2.

On ne saurait tirer aucune conclusion d'observations aussi fragmentaires.

Nous avons rencontré quelques espèces de *Salpingœca* : dans ce genre, les individus sont munis d'une collerette comme

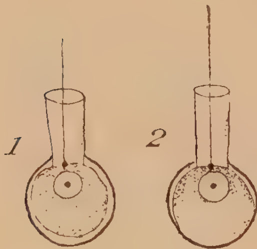
(1) D'après Senn : *Loc. cit.*, p. 125.

dans les espèces précédentes, mais ils habitent à l'intérieur d'une chambre de nature chitineuse et dont la forme est variable ; on en compte une vingtaine d'espèces qu'il est assez difficile de distinguer les unes des autres.

Genre *Salpingœca.*

(T. XI, fig. 1-2.)

Une première espèce est très voisine du *S. convallaria* Stein ; la coque est sessile, de forme arrondie ; l'ouverture de la chambre est moins grande que dans le *S. convallaria* ; la collerette est aussi plus allongée et elle est cylindrique.



T. XI. *Salpingœca* sp., fig. 1-2.

Le cytoplasme est séparé de la coque par un intervalle plus ou moins large ; il est clair et vacuolaire.

Le noyau est relativement volumineux ; son diamètre est de 4 à 5 μ ; il est situé à l'avant presque au contact de la surface ; le flagellum, qui est très long, s'insère sur un petit blépharoplaste ; ce dernier n'est séparé du noyau que par un très faible intervalle.

Le noyau ne possède qu'un tout petit nucléole ; aussi la zone de nucléoplasme incolore est-elle plus large qu'à l'ordinaire.

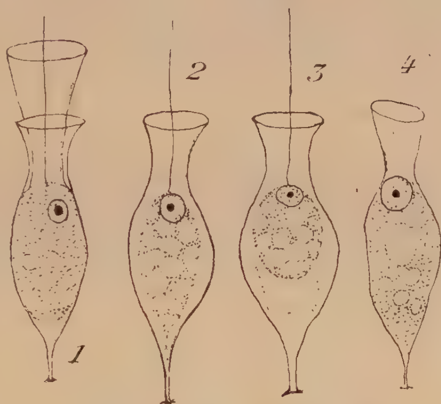
Nous n'avons pas réussi à observer la division nucléaire dans cette espèce.

Le *Salpingœca amphoroidium* (T. XII, fig. 1-4), nous a montré également de gros noyaux atteignant 5 μ : leur diamètre dépassait parfois celui du col de l'amphore qui sert de coque ; ces noyaux avaient un tout petit nucléole.

Le *Salpingœca vaginicola* (T. XIII, fig. 1-2) possédait des noyaux plus petits et plus éloignés de la surface. Cette espèce

est d'ailleurs excessivement difficile à fixer; on voit le flagellum s'agiter en hélice, puis brusquement le corps se contracter tout d'une pièce et se retirer à l'intérieur de la coque.

Nous ferons rentrer ici dans le genre *Salpingœca* un organisme chez lequel le protoplasma est contenu à l'intérieur d'une coque épaisse et de couleur jaune brun; nous avons été longtemps sans reconnaître la nature de ces formations, et c'est tout à fait par hasard que nous avons vu sortir de ces sortes de kystes un prolongement de protoplasma muni d'une collerette et portant un flagellum.



T. XII. *Salpingœca amphoroidium.*

Salpingœca minor sp. nov.

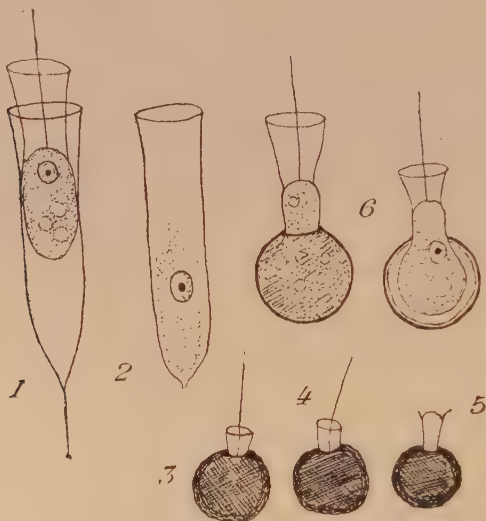
(T. XIII, fig. 3-5.)

La coque est sphérique, épaisse, de couleur jaune brun, et d'un diamètre de 8 à 12 μ ; la coque présente en un point une ouverture circulaire qui donne passage à une collerette et à un long flagellum; parfois le protoplasma portant la collerette proémine plus ou moins au-dessus de la coque.

Les détails internes ne se distinguent pas à cause de l'opacité de la coque.

Nous ignorons comment l'espèce se multiplie, et nous ne serions pas autrement surpris si on arrivait plus tard à démontrer que cette espèce n'est que le stade d'enkystement d'un *Salpingœca* ordinaire.

Nous avons également figuré une autre forme analogue, mais plus grosse ; la membrane était plus mince, mais la forme générale restait la même (T. XIII, fig. 6).



T. XIII. *Salpingœca vaginicola*, fig. 1-2. — *Salpingœca minor*, fig. 3-5. *Salpingœca* sp., fig. 6.

Spongomonas minima sp. nov.

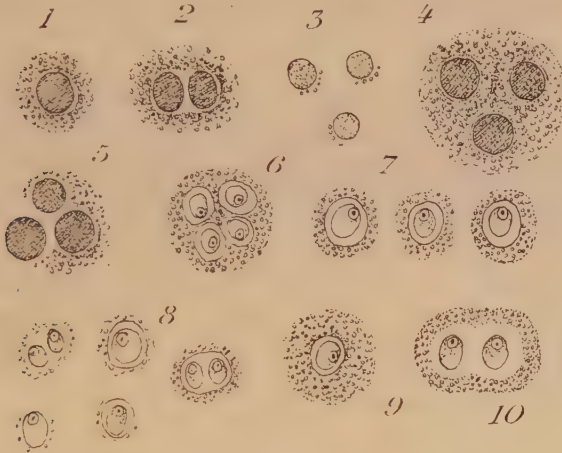
(T. XIV, fig. 1-10.)

Nous avons eu l'occasion de rencontrer à deux reprises différentes, à Paris et dans la Sarthe, un très curieux organisme ; il s'était développé abondamment dans de l'eau contenant divers débris végétaux.

Les cellules sont excessivement petites ; leur diamètre varie entre 4 et 8 μ ; elles sont sphériques, plus rarement de forme ovale ; elles sont isolées ou réunies en colonies, de deux, quatre ou huit individus (T. fig. 1-10).

En dehors de la membrane, se trouve une couche de gelée granuleuse : celle-ci se colore en vert par le vert de mé-

thyle lorsqu'on fait agir le réactif sur les colonies vivantes ; cette enveloppe est d'épaisseur très variable et colorée en jaune par de la rouille ; on rencontre çà et là des cellules qui sont dépourvues de cette couche granuleuse ou qui n'en montrent que des traces (T. XIV, fig. 3).



T. XIV. *Spongomonas minima*, fig. 1-10.

La présence de cette gelée granuleuse qui entoure les cellules et les colonies conduit à penser que notre organisme doit être rapproché des *Spongomonas*.

On connaît trois espèces de *Spongomonas* : *S. uvella* St., *S. intestinum* St., *S. discus* St. (1) ; ces deux dernières pourraient même être réunies en une seule très probablement ; elles semblent correspondre au *Monas consociata* Fres. et au *Phalansterium intestinum* de Cienkowski.

Dans notre espèce, les colonies ne s'unissent pas en une masse de forme déterminée comme dans les *Spongomonas* déjà décrits ; elles sont dispersées dans la culture et restent indépendantes ou se touchent à peine.

(1) Stein : *Loc. cit.*, pl. VI.

D'un autre côté, les cellules sont beaucoup plus petites; alors que le diamètre varie chez les autres *Spongomonas* entre 8 et 12 μ, nous venons de voir que dans notre espèce le diamètre est de 4 à 8 μ.

Nous devons ajouter que, malgré tous nos efforts, il nous a été impossible jusqu'ici de voir nettement les flagellums; nous sommes arrivé à douter de leur existence pendant la période de la vie en colonie.

La chose nous a d'autant plus étonné que Stein figure deux longs flagellums insérés à la partie antérieure de toutes les cellules placées à la surface des grosses colonies; il faut croire que dans ces dernières les flagellums, par suite de la dimension plus grande des cellules, sont plus faciles à apercevoir.

En l'absence de renseignements sur le nombre des flagellums dans notre espèce, nous ne la plaçons qu'avec doute parmi les *Spongomonas*; nous la désignerons, à cause de sa petite taille, sous le nom de *S. minima*.

Après l'action des réactifs colorants sur les cellules, on arrive à distinguer parfaitement un noyau sphérique possédant un nucléole central; ce noyau ne dépasse guère 1 μ en diamètre; il a une position déterminée dans la cellule; il est en contact avec la membrane en un point qui doit correspondre à la partie antérieure des zoospores (T. XIV, fig. 8-10).

Les cellules se multiplient par division longitudinale; nous avons même cru apercevoir un stade tonnelet; mais comme on arrive à la limite de la vision distincte, il est impossible de préciser.

La nutrition dans cet organisme ne peut avoir lieu que par osmose; il est même assez difficile de comprendre comment elle s'accomplit utilement au travers de l'épaisse couche de gélatine qui entoure les cellules.

Nous pensons que les petites cellules qui sont encore

dépourvues de cette enveloppe sont des zoospores qui viennent de passer à l'état de repos (T. XIV, fig. 3) ; mais nous devons ajouter que jamais nous n'avons eu l'occasion d'observer ces cellules en mouvement.

Cet organisme, par le mode d'assemblage des cellules en colonies semblables à celles d'une algue, par la présence d'une enveloppe épaisse granuleuse qui nécessite une nutrition saprophytique, par la petitesse des noyaux est certainement un des représentants les plus intéressants du groupe des Flagellés.

Bien que nous ayons l'intention de résumer, à la fin de ce mémoire, les conclusions d'ensemble, il n'est pas inutile sans doute de signaler ici les points les plus importants qui viennent d'être abordés dans cette étude des Flagellés.

A) La découverte d'un monde particulier de division nucléaire dans les espèces du genre *Bodo* paraît devoir être fertile en conséquences ; nous y voyons à l'heure actuelle une sorte de transition entre le type décrit par Wahlkampf et par nous chez l'*Amœba limax* et l'haplomitose des Eugléniens : le nucléole se divise pour fournir les deux calottes polaires et la répartition de la chromatine qui se fait sous forme variable de granulations, de bâtonnets ou de chromospires semble être assez imparfaite.

B) On peut opposer ce mode de division à la téléomitose normale, telle que nous l'avons rencontrée chez les *Cercomonas*, *Monas*, *Anthophysa*, *Trepomonas* ; on y voit exactement, comme chez les Amibes du type *A. Gleichenii*, un fuseau, une plaque équatoriale, un stade tonnelet, avec un nombre de chromosomes qui paraît fixe pour chaque espèce.

C) Les relations de l'appareil locomoteur avec le noyau sont nettes chez beaucoup de Flagellés ; actuellement, il semble qu'il y ait un rapport étroit entre la présence du blépharoplaste, du rhizoplaste, du condyle et l'existence de la téléomitose normale.

D) L'*Anthophysa vegetans* nous fournit un exemple très

intéressant d'autophagie sexuelle, dans ce qu'elle a de plus simple. Il serait du plus haut intérêt d'obtenir la germination des kystes, car vraisemblablement c'est à ce stade que se produit la réduction chromatique.

QUATRIÈME PARTIE

LES ALGUES INFÉRIEURES.

Les organismes que nous avons étudiés jusqu'ici dans ce travail sont ou bien des Rhizopodes ou bien des Flagellés ; ceux qui nous restent à décrire appartiennent à des groupes qui possèdent des affinités végétales incontestables : Chloromonadinées, Cryptomonadinées, Eugléniens, etc.

Ainsi que nous l'avons écrit à diverses reprises, le caractère végétal apparaît dans ces groupes comme une conséquence d'un changement dans le mode de nutrition et de l'apparition de la chlorophylle ; il ne faut pas s'étonner, d'autre part, de la ressemblance de ces êtres avec les Flagellés ordinaires, puisqu'ils en dérivent directement.

Dans un problème de la nature de celui-ci, l'intérêt ne consiste pas, comme on semble le croire trop souvent, à dire de deux organismes inférieurs qui se ressemblent étroitement : celui-ci est un animal ; celui-là est un végétal. La question est toute différente.

Il s'agit de mettre en évidence les diverses causes qui ont présidé à l'évolution de la série animale et de la série végétale, de rechercher parmi ces causes celles qui ont eu l'influence prédominante, de reconnaître à quel niveau ces causes ont commencé d'agir et quels en ont été les effets.

Or, dans le cas qui nous occupe ici, il devient de plus en plus évident que les groupes d'Algues inférieurs se rattachent aux Flagellés dont ils dérivent directement ; parmi ces groupes, les uns se terminent en cul-de-sac, alors que les autres se continuent par les Algues supérieures.

L'objet d'un travail comme celui-ci est de chercher à approfondir de plus en plus les secrets de l'organisation et du développement de ces organismes inférieurs ; on arrivera

ainsi progressivement à pouvoir établir la filiation directe et les affinités des groupes.

Prenons les Eugléniens par exemple : en montrant que chez tous ces êtres, le noyau se divise par haplomitose, nous avons donné la preuve que les Eugléniens constituent bien un groupement homogène ; nous savons qu'il est sur une ligne d'évolution très différente de celle des Chlamydomonadinées qui possèdent la téléomitose.

Or Eugléniens et Chlamydomonadiens dérivent des Flagellés : nous devons par conséquent trouver chez ces ancêtres des traces tout au moins de ces deux modes de divisions en apparence si différents.

Déjà il nous a été donné d'établir qu'en effet, toute une série de Flagellés, comme les *Monas*, les *Trepomonas*, les *Anthophysa*, etc., possèdent une téléomitose normale, alors que le groupe des *Bodo* montre une division nucléaire se rapprochant de l'haplomitose.

Nous tirerons, le moment venu, de ces faits les conclusions qu'ils comportent ; mais on peut prévoir que dans l'ensemble des organismes inférieurs, nous devons nous heurter parfois à des cas qui paraissent tout à fait exceptionnels, parce qu'un certain nombre de chaînons manquent, ont disparu, ou bien sont simplement encore ignorés.

Nous allons constater un fait de ce genre dans le premier groupe que nous allons étudier, celui des Chloromonadinées.

I

Chloromonadineæ Senn.

On a réuni sous ce nom un certain nombre de genres dont la plupart sont encore très mal connus.

Les cellules sont recouvertes par un périplaste nettement délimité, mais très mince ; elles sont plus ou moins métaboliques ; la plupart possèdent des chloroleucites ; il n'existe

pas de point oculiforme; le produit d'assimilation est de l'huile; à la partie antérieure se trouve un système de deux ou trois vacuoles contractiles. La nutrition est saprophytique et holophytique ; la multiplication se fait par division de cellules à l'état de repos et parfois recouvertes d'une épaisse couche de gélatine. Kystes sphériques recouverts d'une épaisse membrane ou d'une large enveloppe de gélatine.

Le tableau suivant, dû à G. Senn (1), permet de déterminer les genres appartenant à cette famille.

A. Deux flagellums.

a) Flagellums de longueur variable : l'un est plus long que le corps ; le second est très court : *Chloramœba.*

b) Flagellums de longueur sensiblement égale et des chromatophores ; jamais de pseudopodes.

I. Formation ressemblant à des trichocystes dans la couche externe du cytoplasme : *Rhaphidomonas.*

II. Absence de ces formations : *Vacuolaria.*

B) Pseudopodes sur la face ventrale ; pas de chromatophores : *Thaumatomastix.*

B. Un flagellum.

a) Partie antérieure avec trichocystes : *Merotricha.*

b) Pas de trichocystes : *Cœlomonas.*

G. Senn fait remarquer que les seuls genres bien caractérisés sont les *Vacuolaria, Chloramœba, Rhaphidomonas* et *Thaumatomastix* ; le genre *Cœlomonas* doit être réuni probablement aux *Vacuolaria* et le genre *Merotricha* aux *Raphidomonas.*

On ne pourra arriver à des conclusions fermes que lorsqu'on connaîtra mieux l'organisation de ces genres : il est probable que la connaissance de la structure du noyau et de son mode de division pourra servir, comme chez les

(1) Senn : *Loc. cit.*, p.170.

Eugléniens, à rapprocher certains genres et à en éloigner d'autres.

Le genre *Vacuolaria* est le type de la famille ; aussi était-il intéressant d'étudier avec détail l'élément nucléaire dans une espèce ; c'est ce que nous avons entrepris de faire avec le *V. virescens* ; nous avons été surpris de trouver là quelque chose de très différent de ce que nous avions rencontré jusqu'ici.

Vacuolaria virescens Cienk.

(Pl. XVI, Pl. XVII.)

Nous avons rencontré cette espèce dans les environs de Poitiers.

Le corps en ovale, globuleux ou même pyriforme ; à la moindre pression, il présente des déformations plus ou moins accentuées ; les zoospores possèdent deux longs flagellums insérés dans une sorte d'échancrure antérieure ; l'un des flagellums est dirigé en avant, l'autre est rabattu sur le corps et traîné à l'arrière (Pl. XXVI, fig. 1).

Les auteurs ne sont pas complètement d'accord sur le fonctionnement des vacuoles contractiles. Nous avons vérifié la description de Klebs (1) qui nous paraît exacte : une grosse vacuole, arrivée à son maximum d'extension, reste un instant stationnaire, puis se vide lentement jusqu'à disparition complète. Pendant cette contraction, une seconde vacuole apparaît qui met 1/2 minute environ à atteindre son volume normal ; celui-ci reste constant pendant une à deux minutes et la systole se produit comme pour la première ; cette vacuole prend naissance aux dépens de plusieurs petites. On constate d'ailleurs des variantes sans importance. Nous avons cru voir, au moment où la grosse vacuole se contracte, un fin canal qui la faisait communiquer avec l'extérieur.

(1) Klebs : *Loc. cit*, p. 393.

Le périplaste qui recouvre le corps est une couche mince qui d'ordinaire se colore peu par le carmin, l'hématoxyline, la fuchsine acide, etc. ; elle prend, d'après Klebs, une teinte jaune avec le chlorure de zinc iodé ; elle est réfringente et homogène.

Sous le périplaste, on remarque d'une façon à peu près constante de petits éléments globuleux ou aplatis, plus ou moins rapprochés ; avec l'hématoxyline, ils prennent une coloration gris fer. Comme la membrane est fort mince, il semble parfois que ces globules sont superficiels ; mais on finit toujours par reconnaître avec un peu d'attention qu'ils sont situés sous la membrane (Pl. XXV-XXVI).

Ces formations nous paraissent assez répandues chez les Flagellés et les êtres qui en dérivent.

On pourrait, en effet, les rapprocher des granulations qui existent sous la membrane de certaines espèces d'Euglènes, par exemple chez l'*Euglena granulata* (1).

« Sous la membrane qui est fortement striée en spirale, on trouve de nombreuses granulations disposées régulièrement ; elles se colorent par le picro-carmin et l'hématoxyline en lie de vin ou en noir ; elles sont situées en contact immédiat avec la membrane ; ces corpuscules sont probablement en rapport avec la sécrétion du mucus, comme chez l'*Euglena velata*, mais avec des différences de forme très caractéristiques, puisque dans cette dernière espèce, les éléments colorables sous-cuticulaires ont l'aspect de bâtonnets (2). »

Nous rapporterions volontiers également à ces mêmes éléments les formations analogues que l'on rencontre parfois chez le *Monas vivipara* ou chez les formes dissociées de l'*Anthophysa vegetans*.

Il est difficile, d'autre part, de ne pas comparer les granulations chromatophiles du *Vacuolaria virescens* avec les

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (le Botaniste, 8e série).
(2) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 77 du tirage à part.

prétendus trichocystes des *Raphidomonas* et des *Merotricha*.

Que l'on veuille bien se reporter à la description du mode de formation du mucus chez l'*Euglena velata*, telle qu'elle a été donnée par Klebs et par nous, et on arrivera à la conviction que les éléments chromatophiles du périplaste chez les *Chloromonadiens* sont semblables à ceux des Eugléniens et qu'ils ont un rôle identique dans la formation du mucus. La différence entre ceux des *Vacuolaria* et ceux des *Rhaphidomonas* rappelle exactement la différence constatée à cet égard entre l'*Euglena velata* et l'*Euglena granulata*.

En résumé, si nos vues sont exactes, la formation du mucus chez les Chloromonadiens est en relation, comme chez les Eugléniens, avec des granulations ou des bâtonnets chromatophiles qui sont disposés sous le périplaste ou à l'intérieur même de cette membrane ; il n'existe, par suite, aucune raison de comparer ces éléments à des trichocystes.

Ordinairement, on peut distinguer deux zones dans le cytoplasme ; une zone externe achromatique et une chambre centrale chromatophile qui renferme à son intérieur le noyau.

La chose nous paraît d'autant plus intéressante qu'elle constitue une exception chez les organismes inférieurs ; il est également remarquable de constater, dans l'importance de ces deux parties, des différences considérables selon les individus (Pl. XXVI, fig. 2-12).

La zone externe qui est limitée par le périplaste renferme les chloroleucites et les vacuoles ; le protoplasma montre un aspect gélatineux assez dense sans structure apparente ; les chloroleucites qui sont logés à son intérieur ont la forme de disques ou sont parfois allongés en bâtonnets ; ils sont en nombre très variable selon les individus et plus ou moins rapprochés les uns des autres ; les plus extérieurs touchent directement au périplaste ; les plus internes bordent la couche chromatophile ; dans le cas où cette dernière manque, on les rencontre jusqu'au voisinage immédiat du noyau

(Pl. XXVI, fig. 5-6) ; ces corpuscules chlorophylliens ont une structure homogène et ils sont peu sensibles à l'action des réactifs colorants ordinaires, tels que l'hématoxyline ou le picro-carmin.

L'absence d'amidon, avec un système chlorophyllien aussi développé, est un fait assez surprenant : peut-être est-il en rapport avec la quantité de substance carbonée sécrétée sous une autre forme, celle de mucus gélatineux exsudé au dehors ou imprégnant le protoplasma.

Le mucus qui filtre au dehors du périplaste est à différents degrés de consistance ou d'épaisseur : tantôt, comme sur les individus en mouvement, c'est une sorte de nuage dont il est impossible de fixer les limites précises ; tantôt, comme sur certaines cellules au repos ou en division, sa limite externe devient fort nette ; elle peut même prendre une légère teinte rouge par le picro-carmin ; son épaisseur est alors quelquefois très grande, et rappelle les formations de même nature qui entourent les cellules de certaines Desmidiées et Conjuguées ; c'est particulièrement autour des kystes que nous avons constaté la présence d'une enveloppe gélatineuse très épaisse (Pl. XXVII, fig. 8-9).

Le système des vacuoles ordinaires se trouve dans la zone externe de protoplasma, mais on le distingue mal sur les individus fixés et colorés par les réactifs ; sur ceux-ci, on ne trouve, en général, qu'une très grande vacuole plus ou moins aplatie et déformée qui s'étend entre le périplaste et la couche chromatophile ; certaines cellules présentent, en outre, une ou deux vacuoles plus petites (Pl. XXVI, fig. 3-8).

La zone interne est formée par un protoplasma qui est surtout sensible à l'action du picro-carmin ; les autres réactifs, et en particulier l'hématoxyline, ne différencient pas cette couche avec la même netteté.

Quand nous aurons décrit les diverses manières d'être de cette zone interne de protoplasma chromatophile, on ne sera

pas surpris des difficultés que nous avons éprouvées pour interpréter la structure du noyau lui-même.

Lorsque la zone interne chromatophile possède un contour net qui la sépare de la zone externe, elle semble faire partie du noyau ; la plupart des histologistes, en face de cet aspect unique, n'auraient aucune hésitation ; ils décriraient le noyau comme étant formé par un gros corpuscule central semblable à un nucléole et entouré par une zone de nucléoplasme chromatique (Pl. XXVI, fig. 3-10).

Mais comme il est des cas, peu nombreux, il est vrai, où cette zone manque, le noyau, avec cette interprétation, serait réduit au pseudo-nucléole (Pl. XXVI, fig. 5-6).

Il nous a fallu, pour arriver à une interprétation satisfaisante, étudier un grand nombre d'individus; voici ce que nous avons constaté.

Le gros corpuscule sphérique central, que l'on pourrait confondre avec un nucléole, représente, en réalité, un noyau qui se rapproche par certains côtés du macronucleus des Infusoires ciliés ; lorsque la substance chromatique de ce corpuscule s'étend jusqu'à la membrane nucléaire, celle-ci peut passer inaperçue (Pl. XXVI, fig. 6) ; mais assez fréquemment, il existe un intervalle incolore entre le nucléoplasme et la membrane nucléaire, et celle-ci est alors très nette, avec un double contour (Pl. XXVI, fig. 4, 8, 11, 12).

On pourrait discuter sur la nature de cet intervalle incolore, situé entre le nucléoplasme et la membrane ; il est possible qu'il soit dû parfois à une sorte de contraction du nucléoplasme sous l'action des agents fixateurs ; mais on s'explique mal que cette contraction n'ait pas lieu dans toutes les cellules. D'autre part, il semble bien que dans certains cas tout au moins, cet intervalle soit rempli par une sorte de substance incolore et dense.

Le nucléoplasme qui constitue la masse du noyau est très dense et se colore fortement par l'hématoxyline et le picrocarmin ; sa structure se présente le plus souvent comme

homogène ; toutefois, nous avons aperçu, chez certains individus, une structure finement granuleuse. Nous ignorons s'il faut voir dans ces différences une action des réactifs ou le résultat d'une structure variable avec les circonstances. Lorsque le nucléoplasme est granuleux, le noyau des *Vacuolaria* offre une grande ressemblance avec le macronucleus des infusoires ciliés. Il s'en rapproche encore davantage, lorsqu'il présente en son milieu des corpuscules nucléolaires : ceux-ci sont souvent au nombre de deux ; leur forme est sphérique (Pl. XXVI, fig. 6-9).

Nous avons rencontré un individu chez lequel cette substance nucléolaire était disposée en petits amas à la surface du nucléoplasme (Pl. XXVII, fig. 7).

Les limites du noyau étant maintenant bien délimitées, il nous est facile d'établir les diverses manières d'être de la zone chromatophile interne du protoplasma.

1° Ce protoplasma est abondant ; il forme alors quelquefois une couche très régulière autour du noyau ; sur d'autres cellules, la surface externe devient irrégulière à contour polygonal ; sur d'autres encore l'irrégularité s'accentue et le noyau en vient à occuper une position excentrique ; plus rarement, on observe dans cette zone une première couche dense entourant le noyau et une seconde couche vacuolaire entourant la première (Pl. XXVI, fig. 7).

2° Le protoplasma chromatophile est peu abondant ou manque (Pl. XXVI, fig. 5-6 ; Pl. XXVII, fig. 9).

Un cas intéressant est celui-ci : de la couche mince qui entoure le noyau, on voit partir un réseau chromatophile qui s'étend jusqu'au périplaste (Pl. XXVI, fig. 4).

Lorsque l'endoplasme chromatophile manque, les chloroleucites se voient jusqu'au contact même du noyau.

On serait tenté d'appliquer au protoplasma chromatophile des *Vacuolaria* l'expression de *chromidium* ou de *réseau chromidial* au sens d'Hertwig.

Nous avons vu, dans la première partie de ce mémoire,

qu'Hertwig avait appelé l'attention sur une substance qui se colore d'une façon intense, comme la chromatine sous l'action du carmin boracique; elle forme, en général, un anneau à la périphérie du corps des Arcelles, mais elle peut s'étendre en amas irrégulier dans le cytoplasme ; le réseau chromidial et le réseau protoplasmique se confondent dans les kystes.

Il y a bien une certaine analogie entre la substance chromatophile des *Vacuolaria* et le *chromidium* des Arcelles ; le meilleur réactif colorant est dans les deux cas le carmin ou ses dérivés : cette substance est en proportion variable; elle peut disparaître complètement ; cette substance se produit en abondance dans des organismes à très gros noyaux chargés de chromatine ; dans les *Vacuolaria* et les *Arcella,* le diamètre atteint souvent 12 μ.

Mais nous sommes arrêté dans cette comparaison qui semble pourtant s'imposer par un scrupule : à tort ou à raison, nous supposons que chez les *Vacuolaria*, la substance chromatophile sert à la formation du mucus qui est si abondant dans cette espèce. Hertwig et ses élèves admettent, par contre, que le réseau chromidial chez les Arcelles et ailleurs peut donner directement naissance à de nouveaux noyaux. Nous avons donné précédemment la preuve que cette hypothèse de l'origine des noyaux aux dépens du chromidium ne repose sur aucune observation sérieuse; mais comme nous ignorons, en fait, le rôle du réseau chromidial, nous ne voudrions pas, en donnant le même nom au cytoplasme chromatophile des *Vacuolaria*, faire croire que partout ces formations jouent un rôle dans la production du *mucus*.

En résumé, si nous ne voyons aucun inconvénient à désigner sous le nom de chromidium ou de réseau chromidial, le cytoplasme chromatophile des organismes inférieurs, c'est à condition qu'on ne veuille pas attacher à ces formations un rôle dans la genèse des noyaux ; le rôle du chromidium n'est pas nécessairement le même chez tous les organismes,

et à dire vrai, nous ignorons encore en quoi il consiste exactement.

Sous ces réserves, nous pensons qu'il y a avantage pour la terminologie à désigner sous le nom de chromidium et de réseau chromidial le protoplasma chromatophile des *Vacuolaria.*

Nous avons cherché à voir comment se comporte le noyau des *Vacuolaria* pendant la division.

La bipartition du corps se fait à l'état de repos et sous une couche de gélatine plus ou moins épaisse.

Bien que nous ayons passé beaucoup de temps à cette recherche, nos résultats sont incomplets. Si nous pouvions accorder une confiance absolue à la fig. 10 (Pl. XXVII), nous serions en droit de conclure que la division du noyau est directe ; en effet, on voit dans cette figure la masse chromatique du noyau qui, sans autre différenciation interne, se sépare en deux moitiés : autour se trouve le *chromidium.* Mais nous avons quelque doute sur la nature de cette cellule et il pourrait se faire qu'il s'agisse d'un organisme autre que le *Vacuolaria.*

Dans les autres exemples qui se rapportent avec certitude au *Vacuolaria virescens*, le noyau est déjà séparé en ses deux moitiés ; chaque masse chromatique est sensiblement homogène, sans aucune trace de chromosomes ; nous n'avons pas vu davantage de nucléoles ; ces masses ne sont pas exactement sphériques ; elles sont plus allongées perpendiculairement à l'axe de division. Le réseau chromidial qui les entoure est parfois très net et assez étendu ; sur d'autres individus, on le distingue à peine (Pl. XXVII, fig. 1-5).

Au moment où l'échancrure se produit, les deux noyaux sont encore assez rapprochés l'un de l'autre, et on voit, en général, un espace incolore entre la membrane nucléaire et la chromatine.

Il semble extrêmement probable que la division du noyau

des *Vacuolaria* a lieu, sans formation de chromosomes ni de spirème, par un simple étranglement.

Dans les colonies plus âgées, les deux noyaux occupaient le centre de la cellule, et nous constations autour de la masse chromatique un espace incolore annulaire qui la séparait de la membrane (Pl. XXVII, fig. 5).

Dans les kystes, la surface du protoplasma est limitée par une membrane épaisse, munie de protubérances ; autour s'étend une couche très épaisse, de gélatine. A l'intérieur de ces kystes sphériques se trouvent de nombreux chloroleucites qui s'étendent jusqu'au noyau ; celui-ci occupe le centre du kyste ; il est exactement sphérique ; sa structure est dense et homogène ; le réseau chromidial paraît manquer. Ces kyste sont un diamètre de 40 μ environ ; avec la couche de gélatine qui les entoure, le diamètre atteint 90 μ (Pl. XXVI, fig. 8-9).

Cet organisme, qui est le type de la famille des Chloromonadinées, possède une organisation très intéressante ; cet intérêt vient de la structure de son noyau, de l'existence d'un *chromidium* et de la présence de chloroleucites ; mais il semble actuellement impossible de préciser ses affinités ; on n'entrevoit même pas son point de contact avec les Flagellés. Senn admet que les Chloromonadinées sont dérivées de formes semblables à celle des *Monas* ou des *Bodo*. Ce savant rappelle, d'autre part, que Luther en 1898 (1) leur attribuait une parenté étroite avec quelques algues vertes, spécialement avec les *Chlorosaccus* et les zoospores de *Conferva* et de *Botrydiopsis* ; mais Senn a soin d'ajouter que les organismes lui paraissent déjà trop différenciés pour être envisagés comme ancêtres de ces algues. Disons encore que Schenck, utilisant dans sa classification des Thallophytes le caractère d'inégalité dans la longueur des flagellums, place le *Chlo-*

(1) Luther : *Uber Chlorosaccus* (Bihang til. Kongl. S. akad. Handlingar, Bd. XXIV, nº 13, 1898).

ramœba heteromorpha à la base des *Heterecontæ*, au voisinage des *Confervæ* (1).

Il y a lieu de réagir contre des groupements de cette nature ; l'étude du noyau des *Vacuolaria* montre que ce type, et probablement ceux qui sont groupés autour de lui, forment un îlot complètement isolé aussi bien du côté des Flagellés que du côté des algues inférieures ; peut-être arrivera-t-on par la suite à relier cet îlot à la terre ferme ; mais actuellement la chose est imposible.

II

CRYPTOMONADINEÆ

Les Cryptomonadinées forment un petit groupe d'algues chez lesquelles il existe des chromatophores de différentes couleurs : le point de contact avec les Flagellés se fait par l'intermédiaire d'une forme incolore saprophytique, le *Chilomonas Paramæcium* ; on y place également quelquefois une autre espèce incolore, le *Botryomonas natans* Schmidle.

On a alors le tableau suivant tel que le donne G. Senn :

A. Sans chromatophore.

a) Pas de stade palmelloïde : *Chilomonas*.

b) Individus inclus dans une masse gélatineuse avec stries concentriques et ramifiée dichotomiquement : *Botryomonas*.

B. Avec un ou deux chromatophores.

a) Deux chromatophores de couleur verte.

Bleue ou brune : *Cryptomonas*.

b) Un seul chromatophore de couleur rouge : *Rhodomonas*.

Nous avons étudié, il y a longtemps, et à deux reprises différentes, le développement et l'organisation des *Cryptomonas* (2). Dans ces premières recherches, nous avons

(1) Strasburger : *Lehrbuch der Botanik*, 9e édition, 1907.

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Cryptomonadinæ et les Euglenæ* (le Botaniste, 1re série, 1889). — *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (le Botaniste, 2e série, 1890, p. 46).

démontré l'inexactitude des résultats annoncés par Kunstler, qui décrivait chez les *Cryptomonas* un *estomac*, un *intestin*, une *chambre incubatrice*, des *embryons*, etc. ; nous donnions, en outre, de nombreux détails sur la structure et le mode de reproduction de ces êtres.

Cette nouvelle étude est entreprise à un autre point de vue ; nous avons cherché à suivre dans tous ses détails la division du noyau dans un genre de cette famille.

1° *Chilomonas Paramœcium* Ehbg.

(Pl. XXVIII-XXXI.)

Cette espèce est très commune dans les infusions et facile à reconnaître au milieu des autres Flagellés ; nous l'avons rencontrée fréquemment en cultures abondantes et presque pures ; c'est en profitant d'une de ces cultures dans laquelle la multiplication était très active que nous avons réussi à observer tous les stades de la division.

Les zoospores ont une longueur de 30 à 40 μ sur 10 à 14 μ de largeur. Senn résume leurs caractères de la manière suivante (1) :

Corps allongé, tronqué à l'avant, quelque peu aminci à l'arrière et recourbé, de forme fixe ; deux flagellums de la longueur du corps s'insèrent à la partie supérieure de l'échancrure pharyngienne ; celle-ci s'étend en pharynx jusqu'au milieu du corps. Le périplaste est mince, lisse et particulièrement ferme ; nombreux grains d'amidon dans le protoplasma ; à l'avant, une vacuole contractile. Noyau vésiculeux, avec une épaisse membrane nucléaire et « vielleicht auch mit Kernrindenschicht » ; le mouvement a lieu, sous diverses influences, avec la partie postérieure du corps dirigée en avant (Jennings). Nutrition saprophytique. Multiplication par division longitudinale pendant la locomotion. Kystes durables par contraction du contenu et formation

(1) Senn : *Loc. cit.*, p. 167.

d'une épaisse membrane ; le périplaste primitif entoure le kyste d'une pellicule plissée (Fisch).

Il y a lieu de reprendre chacun de ces points en particulier.

Le corps est plus ou moins aplati et dissymétrique ; la face dorsale est légèrement bombée, alors qu'il existe une échancrure antérieure sur la face ventrale ; cette échancrure commençant en une sorte d'entonnoir qui se prolonge ensuite en un sillon assez profond jusqu'à mi-hauteur ; c'est ce sillon qui donne l'illusion d'un pharynx ; les bords de ce sillon et sa face interne sont, en effet, tapissés par de fins granules serrés les uns contre les autres ; lorsqu'on regarde la cellule suivant la plus grande largeur, ce sillon produit l'effet d'une cavité interne, de forme cylindrique, à paroi granuleuse ; en réalité, et nous le constaterons à nouveau au moment de la division, il s'agit d'un simple repli du corps analogue à ceux que l'on trouve chez un certain nombre d'organismes flagellés, comme les *Trepomonas*, les *Oxyrrhis*, etc. (Pl. XXVIII, fig. 1-7).

Le périplaste est indiqué comme mince et *lisse* ; en réalité, la membrane possède une structure caractéristique ; elle présente, vue de face, des lignes très rapprochées de fines ponctuations ; ces lignes font un angle de 45° environ avec l'axe du corps ; en coupe optique, la membrane montre des striations nombreuses perpendiculaires à la surface ; cette apparence correspond peut-être à un système de petits canalicules traversant la membrane, mais nous ne saurions l'affirmer (T. XV, fig. 1).

Le bord droit du corps, qui correspond à la face dorsale, est plus long que le bord gauche qui appartient à la face ventrale ; le corps semble ainsi être tronqué obliquement ; c'est dans la proéminence du bord droit que se trouve logée la vacuole contractile, et celle-ci vient s'ouvrir par un fin canal dans l'échancrure ; c'est également dans cette échancrure que viennent s'insérer les deux flagellums.

Malgré nos efforts, il nous a été jusqu'ici impossible de mettre en évidence le nodule d'insertion et le très long rhizoplaste qui, d'après Prowazek, va se terminer à l'extrémité postérieure du corps (1).

Nous nous contenterons de reproduire la courte description qu'il en donne.

« Die beiden Geisseln der *Chilomonas paramœcium* enspringen im oberen Teil des Schlundes von « einem » Basalkorn, von dem gegen das Zellinnere ein zunachst aus zwei Fibrillen bestehender Rhizoplast an der dorsalen Seite des « Schlundes. » direct am Kern vorbei bis gegen die innere Wand der schnabelartigen Umbiegung des Zelleibes abgeht, um hier mit einem minutiosen Korn zu endigen. In der Schlundgegend scheint der Rhizoplast von einer mit EH sich schwarzenden Scheide umgeben zu sein (2). »

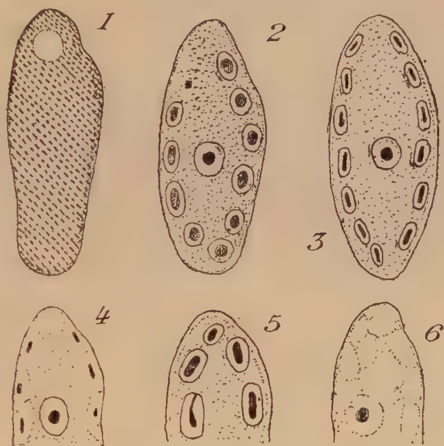
Nous avons bien vu, au moment de la division nucléaire, — et nous reviendrons sur ce point intéressant, — le noyau émettre un prolongement jusqu'au point d'insertion des flagellums ; mais rien de semblable ne semble exister lorsque le noyau est à l'état de repos ; aussi, malgré la netteté du dessin fourni par Prowazek, peut-on se demander si ce savant n'a pas été trompé par un des aspects du noyau en division.

Les granulations qui tapissent le sillon pharyngien possèdent les réactions générales du protoplasma ; on peut donc les considérer comme étant de nature azotée ; elles sont disposées en ligne verticale ; c'est du moins ainsi qu'elles se présentent lorsqu'on les observe dans les individus en multiplication (Pl. XXXI, fig. 1-6). Le fait qu'on retrouve ces granulations dans la division semble indiquer que cette formation se transmet sans interruption à travers les générations successives ; mais nous ignorons quels peuvent être son origine, son rôle, sa signification.

(1) Prowazek : *Flagellatenst.* (Archiv. f. Protist., Bd. II, 1903, p. 200).
(2) Prowazek : *Flagellatenst.*, *loc. cit.*, p. 200.

La présence depuis longtemps constatée de nombreux grains d'amidon chez les *Chilomonas* soulève une controverse fort intéressante.

Ainsi, d'après Fisch, les grains d'amidon se forment chez le *Chilomonas Paramæcium* au moyen de leucites « Starke-bildnern », comme chez les plantes supérieures : ce savant représente dans le protoplasma de petits corpuscules ovales ou arrondis à la surface desquels naissent les grains d'amidon.



T. XV. *Chilomonas Paramæcium.*

Il ne semble pas que ces corps formateurs d'amidon aient été retrouvés dans cette espèce ; nous avons essayé à notre tour, mais sans succès, de les mettre en évidence.

Il nous a été donné cependant de faire à ce sujet une constatation intéressante. En employant la triple coloration de Flemming, après fixation au liquide du même nom, nous avons observé que ces corpuscules d'amidon ne présentaient pas la même structure sur tous les individus ; alors que les grains sont compacts, incolores dans certaines cellules et entourés par un réseau de cytoplasme, chez d'autres individus ces corpuscules ont une structure différenciée ; au centre du grain, on aperçoit une partie discoïde qui se colore en bleu ou en rose violet (T. XV, 2-4) ; la zone incolore qui entoure le disque est de l'amidon. On remarque, en examinant un grand

(1) D'après Senn : *Loc. cit.*, p. 103.

nombre d'individus, que l'importance de cette partie interne chromatique est très variable ; elle se réduit parfois à un tout petit corpuscule de 0,5 μ, alors que le diamètre moyen est de 2 μ ; avec certains grains d'amidon très larges, le diamètre du disque colorable atteint 4 μ.

En employant comme réactif le chlorure de zinc iodé, les grains d'amidon bleuissent très fortement, de façon qu'ils paraissent presque noirs ; au centre, on aperçoit une partie plus claire, une sorte de chambre qui renferme la substance chromatophile (T. XV, fig. 5). Le chlorure de zinc iodé dissout à la longue les grains d'amidon, ne laissant qu'un réticulum de protoplasma coloré en rose (T. XV, fig. 6).

La position des grains d'amidon dans le corps des *Chilomonas* est très caractéristique ; ils forment une assise très régulière sous ce périplaste et en contact avec lui.

Cette structure, que nous venons de signaler pour les grains d'amidon du *Chilomonas*, n'est pas d'une interprétation facile.

L'idée qui se présente naturellement à l'esprit est de comparer chacun des disques colorables entourés d'amidon à un pyrénoïde ; l'amidon se formerait à sa surface comme pour le pyrénoïde des algues. Cette hypothèse est certainement très séduisante ; mais en l'adoptant, il ne faudrait pas oublier que les corpuscules chromatiques dont nous venons de signaler l'existence ne correspondent pas aux « Starkebildnern » de Fisch ; en effet, ces derniers produisent l'amidon sur un de leurs côtés ; ils restent extérieurs au grain d'amidon.

Comme nous sommes certain de l'exactitude de nos observations, nous supposons que Fisch a vu les mêmes corpuscules que nous, sans pouvoir, pour une cause ou pour une autre, déterminer exactement leur situation par rapport au grain d'amidon.

D'autre part, il nous semble qu'il n'y a pas lieu de comparer ces éléments à des pyrénoïdes ; s'il s'agissait de véri-

tables pyrénoïdes, ces organes se verraient facilement au sein du protoplasma, lorsque celui-ci est dépourvu d'amidon ; de plus, ils ne disparaîtraient pas totalement lorsque le grain d'amidon devient compact.

Jusqu'à preuve du contraire, nous admettons que les pyrénoïdes n'apparaissent qu'avec les chloroleucites ; lorsque l'amidon ou le paramylon existent chez les organismes inférieurs incolores, ils sont simplement déposés sous forme de grains dans des vacuoles, après avoir été sécrétés dans le protoplasma ; cet amidon est repris par la cellule selon les besoins de la nutrition.

Si on fait agir l'acide sulfurique sur un corpuscule de paramylon, c'est la partie centrale qui se trouve attaquée la première ; le grain se comporte de même sous l'action de la digestion.

Il doit en être ainsi des grains d'amidon du *Chilomonas* ; cette partie centrale, qui retient les réactifs colorants, correspond probablement à un état de digestion plus ou moins avancé des corpuscules amylacés.

Nous arrivons à l'étude du noyau.

Celui-ci est très mal connu dans le genre *Chilomonas*.

Ainsi, d'après G.-N. Calkins, le noyau du *Chilomonas cylindrica* est constitué par un centre de division et des granules de chromatine qui sont retenus au voisinage de ce centre d'attraction, sans qu'il y ait une membrane définie (1). Il est vrai que nous ignorons quelle est cette espèce signalée ainsi sans nom d'auteur ; à plus forte raison est-il impossible de dire en quoi elle se rapproche ou diffère du *Chilomonas Paramœcium*.

Nous ne parlerions même pas d'une observation de ce genre, si elle ne se trouvait reproduite dans nos meilleurs traités généraux ; encore plus inexacte évidemment est la

(1) G.-N. Calkins : *The Protozoan Nucleus* (Arch. f. Protistenk., Bd. II, p. 219).

structure attribuée par le même auteur au noyau du *Tetramitus Chilomonas*.

Dans cette espèce, qui est trop mal caractérisée pour prendre rang en systématique, la forme du corps et les dimensions paraissent être celles d'un *Chilomonas* ; or, dans cet organisme, toujours d'après G.-N. Calkins, les granules de chromatine seraient distribués à travers le protoplasma de la cellule pendant la période végétative, et ils s'assembleraient au moment de la division autour d'un centre, pour se séparer en deux groupes égaux.

Prowazek nous donne une description exacte du noyau à l'état de repos chez le *Chilomonas Paramœcium* ; « der Innenkorper ist gross, enthält manchmal innen Alveolen und scheint zuweilen aus zwei oder drei Kugelformigen Bildungen entstanden zu sein ; das Periphergerust ist sehr deutlich, wennauch zart entwickelt. Die Membran ist nur in der Art eines einfachen Konturs nachweisbar (1). » Ce savant ajoute que malgré les très nombreuses préparations qu'il a étudiées, il n'a jamais réussi à observer un stade de division nucléaire.

Il n'est pas indifférent de rappeler qu'au moment où Prowazek écrivait ces lignes, nous avions, dans une communication préliminaire faite au Congrès des sociétés savantes de Paris, indiqué les caractères essentiels de la mitose chez le *Chilomonas Paramœcium*.

Le noyau est sphérique en général ; son diamètre est de 3 à 4 μ en moyenne ; il est situé vers le milieu de l'axe ou souvent un peu plus bas ; il est contenu dans une sorte de cavité limitée par l'assise de grains d'amidon qui tapisse intérieurement la membrane ; cette cavité renferme un protoplasma plus ou moins granuleux.

Le noyau possède un gros nucléole central ; autour du nucléole se trouve une zone de nucléoplasme qui se montre

(1) Prowazek : *Flagellatenstudien*, *loc. cit.*, p. 205.

sous l'aspect homogène ou granuleux, et enfin une membrane nucléaire (Pl. XXVIII, fig. 6-14).

La présence de granules chromatiques dans le nucléoplasme s'accuse surtout au moment de la division ; de même on observe parfois dans la structure du nucléole certaines modifications qui sont sans doute de près ou de loin en rapport avec la division ; sur certains noyaux dont le volume a augmenté considérablement, le nucléole, fortement grossi lui-même, s'est creusé en son centre ; il a pris la forme d'un anneau chromatique d'épaisseur variable (Pl. XXVIII, fig. 14-15).

Nous allons maintenant aborder l'étude de la karyokinèse; mais auparavant, il est nécessaire de fixer le sens dans lequel la cellule va se séparer en deux.

Cette cellule du *Chilomonas* peut être comparée, pour fixer les idées, à un livre dont le dos représente la face dorsale, opposée à la face ventrale plus ou moins creusée en sillon ; les deux autres faces sont parallèles et plus larges.

Lors de la division, c'est l'épaisseur du livre qui augmente et l'échancrure qui séparera les deux moitiés sera parallèle aux deux larges faces latérales ; autrement dit, le livre se séparera en deux moitiés symétriques.

Ce n'est pas sans de très grandes difficultés que nous sommes arrivé à cette conception du sens de la division, car le corps du *Chilomonas* modifie plus ou moins sa forme au moment de la bipartition et augmente beaucoup en épaisseur.

Il faut ajouter que l'aspect des individus et leurs dimensions varient beaucoup avec les cultures ; quelquefois, ils sont presque cylindriques, alors que par ailleurs ils sont très aplatis.

Ce qui nous confirme dans notre opinion, au sujet du sens de la division, c'est la façon dont se comporte la vacuole contractile, les granules pharyngiens et les flagellums.

La vacuole occupe, on le sait, le bord droit proéminent de la cellule ; elle ne peut, semble-t-il, se diviser pour fournir

une vacuole à chacune des deux nouvelles cellules que si l'échancrure se produit parallèlement aux faces larges.

Examinons maintenant le prétendu pharynx des auteurs ; s'il était constitué, comme on le décrit, par une sorte de cavité cylindrique tapissée par des granules, ce cylindre devrait au moment de la division se fendre simplement en son milieu.

Or nous avons vu très nettement sur le vivant, au moment de la division, les lignes de granules s'étaler suivant la surface et sur une grande largeur, avant de se séparer en deux groupes qui reconstituent bientôt la disposition primitive (Pl. XXXI, fig. 1-6).

Ceci s'explique, au contraire, très bien si on admet avec nous que ces lignes de granules tapissent un repli de la face ventrale ; lorsque celle-ci augmente d'épaisseur, ces lignes s'étalent de même que les feuillets d'un livre lorsqu'on ouvre celui-ci.

Enfin, en ce qui concerne les nouveaux flagellums, et sans rien préjuger de leur mode de formation, il semble bien qu'ils apparaissent de très bonne heure au voisinage immédiat des premiers ; ce sont peut-être même ces individus à 4 flagellums qui ont conduit Calkins à parler d'un *Tetramitus Chilomonas* ; chaque groupe de deux flagellums doit se porter à droite et à gauche, se déplaçant dans le sens des vacuoles contractiles.

Nous allons aborder maintenant la description de la karyokinèse. Dans le cas où nous nous serions trompé dans la comparaison que nous avons faite entre la forme d'une cellule de *Chilomonas* et celle d'un livre, rien ne serait changé dans la nature même des phénomènes de mitose qui sont fort intéressants.

A la prophase, le volume du noyau augmente dans des proportions considérables ; il atteint jusqu'à 15 μ et davantage en longueur sur 10 μ en largeur ; dans ces conditions, il arrive à remplir presque complètement la cavité laissée

libre par les grains d'amidon ; les granules chromatiques sont devenus très apparents et ils sont nombreux ; le nucléole a un volume variable ; il est d'ailleurs appelé à disparaître au cours de la division (Pl. XXIX, fig. 1-5).

Ces gros noyaux ont une tendance à se déformer plus ou moins. On remarque également qu'aux stades suivants, ils émettent une sorte de prolongement qui s'étend jusqu'au niveau de l'insertion des flagellums ; dans certains cas, on peut suivre très nettement la substance nucléaire jusqu'au contact même du blépharoplaste. Il est assez naturel de supposer que cette disposition tout à fait spéciale est en rapport avec la formation des nouveaux flagellums (Pl. XXIX, fig. 6-8).

Notons que c'est le seul moment dans la vie de l'individu où nous ayons pu voir une relation directe entre le système locomoteur et le système nucléaire.

Les noyaux, sous cette forme, sont déjà aplatis et leur aspect est différent selon qu'on les voit de face ou de profil ; nous avons ainsi reproduit (Pl. XXIX, fig. 6-7) quatre aspects du même noyau, qui correspondent chacun à une position différente de l'individu.

Les nucléoles, à ce premier stade, ont une importance très variable ; ils ont la forme de disques de largeur très variable ; le nucléoplasme qui les entoure s'est montré tantôt avec une structure sensiblement homogène, tantôt avec la structure granuleuse (Pl. XXIX, fig. 8-11).

Après disparition des nucléoles, le noyau prend une forme que nous considérons comme très caractéristique : il ressemble un peu à une botte, lorsqu'on le regarde de face (Pl. XXIX, fig. 13).

A ce stade, les granules chromatiques, qui sont très distincts, se disposent en une plaque ; cette plaque est plus large en bas où elle forme le pied de la botte ; elle est étroite vers le haut ; cette plaque est formée par une seule épaisseur de granules (Pl. XXX, fig. 1).

Nous assistons, en réalité, à la différenciation de la plaque équatoriale dans laquelle cette forme de botte va disparaître progressivement (Pl. XXX, fig. 2-5), jusqu'à présenter, vue de face, un contour parfois presque quadrangulaire (Pl. XXX, fig. 6).

De chaque côté de la plaque de granules, se trouve du protoplasma homogène très légèrement chromatique, tout à fait semblable à celui qui constitue les fuseaux ordinaires (Pl. XXX, fig. 8-10).

Nous avons maintenant une vraie plaque équatoriale, dans laquelle les granules chromatiques tiennent la place des chromosomes, alors que les stries achromatiques restent parallèles au lieu de converger vers un centre.

Il est bon de dire qu'en général, à ce stade, les granules de la plaque deviennent indistincts comme s'ils s'étaient fusionnés latéralement (Pl. XXX, fig. 6-9) ; mais comme, d'autre part, nous avons réussi parfois à différencier, à ce même moment de la division, des granules séparés (Pl. XXX, fig. 10), nous sommes amené à supposer qu'ils conservent leur individualité.

Lorsque la plaque se dédouble en deux moitiés, ce sont, en réalité, les granules chromatiques qui ont subi chacun une bipartition (Pl. XXX, fig. 11).

Nous avons observé un très grand nombre de dédoublements de la plaque chromatique ; les divers états de l'éloignement des plaques correspondent au stade « tonnelet » des mitoses ordinaires (Pl. XXX, fig. 11-12).

A ce stade tonnelet, la substance qui sépare les deux plaques est homogène ou légèrement fibrillaire dans le sens du diamètre ; ce diamètre reste toujours très étroit, car le fuseau ne peut subir d'extension à cause de la faible largeur de la cellule.

Tant que le fuseau n'a pas atteint ses dimensions définitives, les granules chromatiques restent disposés en une seule assise pour former chaque plaque.

Nous arrivons maintenant au stade de reconstitution des nouveaux noyaux ; les granules de chaque plaque (Pl. XXXI, fig. 11-13) se rassemblent en deux cordons qui restent parallèles (Pl. XXXI, fig. 14-17) ; entre ces deux cordons, on aperçoit pendant quelque temps un axe de cytoplasme homogène qui s'étend vers le haut de la cellule et qui provient du fuseau (Pl. XXXI, fig. 15) ; comme celui-ci, il prend, avec les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline, une légère teinte rose.

Les deux cordons chromatiques parallèles présentent naturellement, de par leur origine, deux ou trois épaisseurs de granules ; il est possible que ces granules fassent partie à ce moment d'un véritable spirème ; nous avons eu, en effet, quelquefois l'impression d'une série de petits nodules orientés suivant un fil plus ou moins enroulé et pelotonné.

Le protoplasma qui se trouve entre les deux cordons chromatiques, reprend ses caractères ordinaires ; il est plus ou moins alvéolaire.

C'est à ce moment que l'échancrure qui va séparer la cellule en deux moitiés symétriques commence à se montrer en haut et en bas ; les deux cordons chromatiques vont également modifier leur forme : ils prennent cet aspect en hotte que nous avons signalé au début de la prophase, et qui était si caractéristique (Pl. XXXI, fig. 18-20).

Ce stade est souvent admirable de netteté ; les granules se distinguent avec la plus grande facilité, sans qu'on puisse dire toutefois s'ils sont disposés en spirème ; il n'existe encore aucune trace de nucléole.

Les deux moitiés s'écartent ; dans l'échancrure antérieure, on voit, de chaque côté, les deux groupes de flagellums qui se sont séparés avec l'élargissement du corps ; la membrane qui recouvre extérieurement chaque moitié conserve son épaisseur normale ; à son contact, se trouve l'assise ordinaire de grains d'amidon ; au niveau de l'échancrure, le protoplasma est nu ; entre chaque élément nucléaire, le

protoplasma est incolore et homogène (Pl. XXXI, fig. 20).

Nous avons pu suivre sur le vivant, à partir de ce stade, la séparation progressive des deux moitiés (Pl. XXXI, fig. 1-6) ; celles-ci ont chacune une vacuole contractile logée dans le bord antérieur ; entre ces deux vacuoles et superficiellement, se voient les lignes de granules du pseudo-pharynx ; elles sont encore peu étalées. Les deux moitiés sont très métaboliques à ce moment ; elles se contractent et présentent des déformations amiboïdes se renflant plus ou moins ou s'aplatissant. L'échancrure progresse de plus en plus ; les lignes parallèles de granules s'étalent sur une large surface pour se réunir un peu plus tard de chaque côté en deux groupes au-dessous de chaque vacuole ; ces groupes se trouvent encore réunis pendant quelque temps par une rangée de granules qui rejoignent finalement les autres.

Le pont qui réunit les deux cellules s'amincit de plus en plus et il finit par se rompre.

L'observation avait duré une demi-heure ; mais nous avons des raisons de croire que la bipartition dans les conditions normales, c'est-à-dire au milieu du liquide de culture, se fait plus rapidement.

Dans les nouvelles cellules provenant de la division, le noyau conserve encore quelque temps la forme d'une botte ; il repasse, pour revenir à l'état de repos, par les stades inverses de ceux que nous avons décrits à la prophase ; le nucléole apparaît au centre, au milieu des granules chromatiques (Pl. XXXI, fig. 21) ; ceux-ci se groupent autour de ce nucléole et le noyau reprend sa forme sphérique.

Il arrive que des noyaux possèdent deux nucléoles ; cette structure ne paraît pas avoir de signification spéciale.

En résumé, cette division du noyau des *Chilomonas* présente des caractères remarquables qui permettent de la considérer comme une mitose d'un genre spécial.

La répartition exacte de la chromatine entre les deux

noyaux-frères est assurée d'une façon précise et presque mathématique.

Il semble extrêmement probable que les granules chromatiques peuvent être considérés ici comme des unités conservant leur individualité au moins dans tous les stades de la mitose, et peut-être même dans l'intervalle des divisions.

Ces granules se disposent en une plaque équatoriale, c'est-à-dire se mettent sur un plan ; de la sorte, après une bipartition de chacun d'eux, les nouveaux noyaux recevront la même quantité de chromatine sur autant de granules ; si ceux-ci représentaient des unités à propriétés différentes, chaque noyau aurait ces mêmes individualités différentes.

La question se pose de savoir si l'on doit assimiler ces granules à des chromomères ou à de véritables chromosomes : il n'est pas facile de se prononcer. Nous pensons cependant que pour la commodité du langage, il est préférable d'employer l'expression de chromosomes.

Dans ce cas, la description de la mitose des *Cryptomonas* ne différera pas sensiblement de celle d'une téléomitose ordinaire ; on y remarquera seulement le très grand nombre des chromosomes et leur petitesse ; on notera aussi la forme irrégulière de la plaque chromatique, alors que les chromosomes, au stade de la plaque équatoriale, sont ordinairement, chez les *Monas*, les Chlamydomonadinées, etc., disposés en cercle ou en plaque à contour sphérique. La forme du fuseau s'expliquera par la très faible épaisseur de la cellule.

Quant aux divers aspects de la reconstitution des nouveaux noyaux, à partir de la métaphase jusqu'à l'anaphase, ils sont exactement les mêmes, mais en sens inverse, de ceux qu'on observe à la prophase ; c'est encore là un caractère des mitoses ordinaires.

L'absence de centrosome n'a rien qui puisse nous surprendre ; mais nous devons remarquer que, comme chez les *Monas*, la formation des nouveaux flagellums accuse une

relation étroite entre le système locomoteur et le système nucléaire ; cette relation n'est visible chez les *Chilomonas* qu'à la prophase, à cause de l'éloignement du noyau lorsqu'il est au stade de repos.

La disparition graduelle du nucléole est un fait assez général dans les mitoses ; il est plus difficile de préciser le rôle de la substance nucléolaire dissoute. Tout ce qu'on peut affirmer, c'est que, chez les *Chilomonas*, elle n'intervient pas dans la formation des chromosomes ; elle servirait plutôt à la constitution du fuseau.

Genre *Cryptomonas*.

Le genre *Cryptomonas* est très voisin du *Chilomonas* ; il en diffère surtout par la présence de deux chromatophores pariétaux.

Les deux espèces les mieux étudiées jusqu'ici sont le *C. ovata* et le *C. erosa* ; mais il n'est pas impossible qu'on soit obligé de revenir à l'ancienne conception d'Ehrenberg, qui distinguait dans ce genre un assez grand nombre d'espèces.

En tout cas, on ne saurait plus, à l'exemple de Perty et de Butschli, réunir toutes les espèces du genre, y compris même le *Chilomonas Paramœcium*, soit sous ce dernier nom, soit sous celui de *Cryptomonas polymorpha*.

Nous avons contribué autrefois à faire mieux connaître l'organisation et le développement du *Cryptomonas ovata* et du *C. erosa* (1) ; si nous revenons ici brièvement sur ce sujet, c'est pour signaler les points qui sont encore sujets à controverses ; nous avions le désir également de voir si la division nucléaire ressemblait à celle du *Chilomonas Paramœcium*, comme la chose semblait probable.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Cryptomonadinæ et les Eugleniæ* (le Botaniste, 1re série, 1888). — *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (le Botaniste, 2e série, p. 46-55).

1° *Cryptomonas ovata* Ehr.

Cette espèce est facile à reconnaître, surtout si l'on consulte les belles figures de Stein (1) ; elle est la plus grosse du genre ; les dimensions varient de 30 à 40 μ en longueur, sur une largeur de 15 à 20 μ ; on rencontre même parfois des cellules plus grandes ; la couleur olive des deux chromatophores est caractéristique.

Nous attribuons au pseudo-pharynx la même signification qu'à celui des *Chilomonas* ; pour nous, il correspond à un sillon tapissé par des granules de nature azotée ; on pourrait peut-être comparer ces granules à ceux que l'on trouve régulièrement disposés en spirale dans l'*Euglena spirogyra*. Nous avons rencontré chez quelques individus des granules colorés par l'hématoxyline et dispersés.

On est assez perplexe au sujet de la nature des deux ou trois gros corpuscules incolores qui se trouvent à l'intérieur du protoplasma ; Kunstler les a pris pour des globules du protoplasma ; de notre côté, nous avons cru voir autrefois qu'ils noircissent sous l'action de l'acide osmique ; dans les descriptions récentes, on les considère avec doute comme des corpuscules de paramylon qui accompagneraient les grains d'amidon ordinaire.

Nous nous demandons actuellement s'il n'existerait point plusieurs formations différentes ou tout au moins plusieurs états différents de ces corpuscules. Ce qui est certain, c'est que dans la forme étudiée récemment par nous au point de vue histologique, ces corpuscules n'étaient point placés régulièrement à droite et à gauche du sillon.

Fréquemment, on en trouvait deux très gros, situés l'un au-dessus de l'autre (T. XVI, fig. 5-6) ; leur diamètre atteignait 10 μ ; leur surface pouvait être plus ou moins craquelée ou corrodée, comme des grains d'amidon ayant subi un com-

(1) Stein : *Loc. cit.*, pl. XIX.

mencement de digestion ; mais l'iode les laissait incolores ; lorsqu'il existait, en outre, dans le protoplasma, un ou deux autres grains de même nature, mais moins gros, tout l'intérieur du corps, entre les deux chromatophores, était occupé par ces formations ; on verra tout à l'heure que le noyau lui-même se trouvait comprimé et déformé par ces corpuscules. L'apparence est bien celle de grains de paramylon ; mais nous n'avons pas fait d'autres recherches au sujet de leur nature.

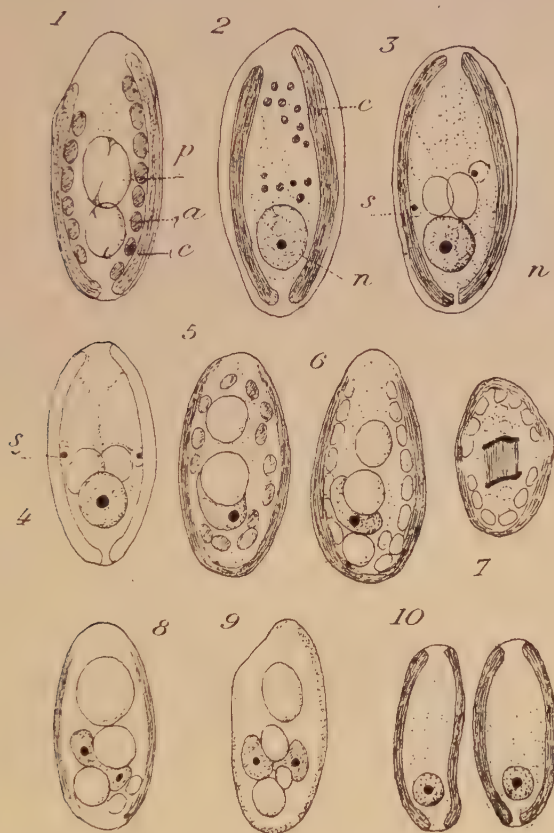
Nous voudrions maintenant attirer l'attention sur deux autres éléments qui sont placés au milieu du corps, à droite et à gauche de l'axe, et au contact des chromatophores. Ils sont formés chacun par un petit corpuscule chromatique entouré d'une zone incolore (T. XVI, fig. 3-4). Cela ressemble un peu à des centrosomes comme aspect ; mais nous ignorons absolument leur signification et nous nous contentons de signaler leur existence.

Le noyau est situé à la partie postérieure du corps, entre les deux chromatophores (T. XVI, fig. 2-4) ; dans les conditions ordinaires, il est sphérique et son diamètre atteint 10 μ ; sur des individus plus petits ou en division dans les colonies palmelloïdes, le diamètre peut descendre à 6 μ. La structure est celle que nous avons observée chez les *Chilomonas* ; le nucléoplasme qui entoure le nucléole est homogène ou granuleux.

Lorsque le noyau se trouve comprimé par les gros corpuscules qui ressemblent à du paramylon, il éprouve des déformations ; le nucléoplasme se moule à la surface des grains, le noyau s'étire dans l'espace laissé libre par ces formations, et il peut se diviser. Cette division est directe ; le nucléoplasme est homogène, et dans chaque nouveau noyau il existe un tout petit nucléole ; ces noyaux ont eux-mêmes une forme très irrégulière, due au peu de place laissé libre dans le protoplasma du corps (T. XVI, fig. 6-9).

Le noyau du *Cryptomonas ovata* se divise aussi par

karyokinèse ; nous avons conservé de nos anciennes observations une figure tout à fait démonstrative (T. XVI, fig. 7) ; elle a été faite avant nos recherches sur le *Chilomonas Paramæcium* ; elle ne laisse aucun doute sur la ressemblance qui existe entre les mitoses chez ces deux espèces ; il s'agit d'une phase tonnelet, avec deux plaques chromatiques réunies par un cytoplasme achromatique et fibrillaire : le *Cryptomonas* est vu au moment de la division et en coupe optique ; les plaques sont vues dans leur largeur alors qu'elles



T. XVI. *Cryptomonas ovata.*

sont représentées chez le *Chilomonas* dans le sens de la longueur ; là, se trouve toute la différence.

Il est intéressant de voir que les deux modes de division du noyau peuvent coexister chez une même espèce d'organisme inférieur ; il serait encore plus intéressant de connaître exactement quelles sont les causes qui influent sur le mode de division et quels en sont les résultats.

Les cultures du *Cryptomonas ovata* nous ont fourni à nouveau des colonies palmelloïdes et des kystes ; le diamètre de ceux-ci dépasse souvent 20 μ ; nous nous sommes assuré qu'ils ne contenaient qu'un noyau.

2° *Cryptomonas* sp.

Cette espèce est colorée par un pigment bleu ; mais elle ne saurait être confondue avec une autre forme beaucoup plus petite que nous avons signalée autrefois sous le nom de *C. cyana* (1) ; celle-ci a une taille excessivement réduite qui oscille entre 6 et 10 μ en longueur ; celle que nous étudions ici a comme dimensions ordinaires : longueur, 20 μ ; largeur, 10 μ.

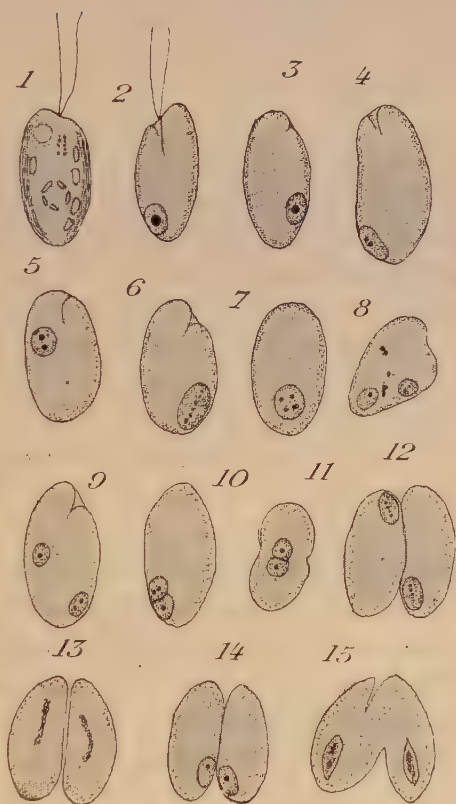
Sa forme est celle du *C. erosa* ; le sillon ventral est très étroit et il faut une certaine attention pour remarquer les lignes de granules du pseudo-pharynx ; outre les grains d'amidon qui tapissent la face interne des chromatophores, il en existe d'autres disposés autour d'un corpuscule médian semblable à un pyrénoïde.

Nous avons disposé d'une culture dans laquelle les individus étaient abondants et formaient de nombreuses colonies palmelloïdes ; nous espérions pouvoir obtenir sans trop de difficultés les divers stades de la division nucléaire ; mais notre attente a été déçue ; malgré le temps passé à ces observations, il reste un grand nombre de lacunes.

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs*, *loc. cit.*, p. 55.

Le noyau a la structure ordinaire, telle qu'on la rencontre chez les autres *Cryptomonas* ; mais à constater ses divers aspects, on est amené à supposer qu'il est beaucoup plus malléable que chez les *Chilomonas* par exemple ; il est situé à l'extrémité postérieure du corps et fréquemment au contact même de la membrane (T. XVII, fig. 1-4).

Alors que chez les autres espèces les noyaux à deux nucléoles constituaient l'exception, il n'est pas rare ici de voir la substance nucléolaire répartie en deux, trois ou quatre petits globules chromatiques ; ces noyaux sont aussi fréquemment allongés en biscuit, sans qu'on puisse savoir si cette forme est toujours en rapport avec une division directe prochaine; les noyaux de cette forme ont souvent leurs granules nucléolaires disposés suivant le grand axe du biscuit (T. XVII, fig. 5-7).



T. XVII. *Cryptomonas* sp.

On rencontre aussi des cellules dans lesquelles deux noyaux sont encore en contact direct, et il semble bien que la division directe vient de se produire (T. XVII, fig. 10-11) ; d'autres cellules possèdent deux noyaux

qui sont plus ou moins éloignés (T. XVII, fig. 9).

Parmi les cellules qui viennent de se diviser et qui sont encore au contact, les noyaux sont tantôt rapprochés côte à côte, tantôt assez distants l'un de l'autre (T. XVII, fig. 12, 14, 15).

Tous ces différents aspects semblent devoir se rapporter à une simple division directe du noyau accompagnant la bipartition du corps.

Dans les milliers d'individus que nous avons examinés, nous n'avons rencontré que deux cas qui rappellent la mitose des *Chilomonas* ; les deux cellules provenant de la bipartition étaient encore au contact ; on observait dans chacune d'elles un ruban chromatique dépourvu de toute trace de nucléole et ressemblant complètement à ceux que nous avons décrits à l'anaphase chez les *Chilomonas* (T. XVII, fig. 13).

En résumé, dans les deux espèces que nous venons d'étudier, le noyau se divise suivant le mode direct et suivant le mode indirect ; malgré le peu de renseignements que nous possédons sur ce dernier, il est extrêmement probable qu'il ressemble à la mitose des *Chilomonas*.

On peut se demander si la grande variabilité qu'on observe chez les *Cryptomonas* ne serait pas due à la fréquence du mode de division direct du noyau dans ce genre ; cette division ne comporte, en effet, qu'une répartition assez imparfaite de la chromatine ; si celle-ci tient, comme beaucoup l'admettent, sous sa dépendance tout ou partie des propriétés héréditaires, une répartition imparfaite ou inégale doit pouvoir entraîner des différences dans la forme, la grosseur, le pigment, etc.

Nous donnons cette idée pour ce qu'elle vaut, estimant qu'elle pourra être envisagée à propos d'autres organismes et d'autres recherches.

III

EUGLÉNIENS.

Nous avons consacré, il y a quelques années, un mémoire à l'étude des Eugléniens (1) ; nous avons montré par l'examen d'un grand nombre de genres et d'espèces que ces organismes présentent des affinités végétales incontestables ; nous avons pu également mettre en évidence chez tous ces êtres un mode de division nucléaire particulier, bien caractéristique, auquel nous avons donné le nom d'*haplomitose*. Nous avons insisté sur le fait que l'haplomitose nous permettrait de reconnaître, parmi les Flagellés, ceux qui ont donné naissance au rameau des Eugléniens ; à l'appui de cette idée, nous avions déjà pu donner des renseignements assez précis sur la division nucléaire de l'*Entosiphon sulcatum* ; nous apportons aujourd'hui de nouvelles observations sur plusieurs organismes voisins appartenant aux *Peranemaceæ*.

Les espèces qui font partie de ce groupe ont une *nutrition animale* ; elles produisent dans leur cytoplasme du paramylon ou des matières grasses.

Klebs, qui a beaucoup étudié ces organismes, les divise en plusieurs groupes (2) ;

A. *Peranemeæ*. Corps métabolique ; membrane plasmatique striée en spirale ; un flagellum.

B. *Heteronemeæ*. Corps métabolique ; membrane plasmatique striée en spirale ; deux flagellums d'inégale longueur.

C. *Petalomonadina*. Corps rigide ; membrane plasmatique non striée en spirale ; un flagellum.

D. *Anisonemina*. Corps le plus souvent rigide ; deux flagellums d'inégale longueur.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (le Botaniste, 8e série).

(2) Klebs : *Loc. cit.*, p. 366.

A. *Peranemeæ.*

Nous avons pu suivre le mode de division dans deux espèces appartenant à ce groupe : *Euglenopsis vorax* et *Peranema trichophorum.*

1° *Euglenopsis vorax* Klebs.

(Pl. XXXII.)

Klebs (1) a rencontré ce flagellé dans une infusion de débris de plantes riches en amidon ; ses dimensions sont en longueur 21 à 30 μ, en largeur 8 à 10 μ. Il est très intéressant, parce qu'il tient le milieu entre les *Astasia* et les *Peranema.* Il diffère des *Astasia* par l'existence d'une échancrure antérieure au fond de laquelle s'insère un flagellum (Pl. XXXII, fig. 1-2) ; au fond de l'échancrure se trouve une bouche par laquelle les aliments pénètrent à l'intérieur du corps. Klebs a pu suivre l'ingestion des grains d'amidon, qui sont d'abord arrêtés par le rebord du sillon buccal et pénètrent ensuite par la bouche dans le protoplasma ; les individus examinés par ce savant étaient, pour la plupart, remplis de ces granules amylacés ; ceux-ci étaient expulsés à la partie postérieure du corps, sans présenter le plus souvent aucune trace de digestion ; quelquefois, on remarquait aussi des particules nutritives paraissant provenir d'autres Flagellés.

Nous avons, de notre côté, observé le mode de nutrition de l'*Euglenopsis* ; les conditions étaient légèrement différentes. Le Flagellé s'était montré dans de l'eau renfermant du crottin ; nous l'avons cultivé ensuite dans du jus de pruneaux. La nourriture était alors constituée en majeure partie par des Bacilles et des Streptocoques ; nous avons re-

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 367.

marqué, en particulier, deux individus qui s'étaient attaqués à une assez longue chaînette de Streptocoques (Pl. XXXII, fig. 3-5) ; une extrémité du filament se trouvait encore à l'extérieur, alors que l'autre partie touchait le fond de la cellule; on voyait, autour des derniers articles, se former des vacuoles digestives; les Bacilles, de petite dimension, se réunissent dans des vacuoles digestives ordinaires où ils sont digérés (Pl. XXXII, fig. 6) ; les résidus sont expulsés à la partie postérieure du corps.

On voit, par ce qui précède, que cet organisme possède un mode de nutrition animale et qu'il se distingue nettement ainsi des *Astasia* qui ne possèdent que la nutrition saprophytique.

Il ne peut pas davantage être réuni aux *Peranema* à cause de l'absence du pseudo-œsophage qui existe dans ce dernier genre ; nous verrons également qu'au point de vue de l'appareil nucléaire, les différences sont assez sensibles.

La vacuole contractile se trouve à quelque distance au-dessous de l'insertion du flagellum (Pl. XXXII, fig. 1) ; nous n'avons pas vu de blépharoplaste.

La membrane du corps est plus ou moins striée en spirale comme chez les *Astasia* ; les mouvements spasmodiques sont de faible étendue et se manifestent lors des changements du milieu ; le corps pendant le mouvement peut se renfler en son milieu, pour s'allonger ensuite. La locomotion rappelle celle des Eugléniens ; le corps tourne sur lui-même en progressant, et il s'agite à droite et à gauche lors des arrêts. Klebs n'a pas vu le noyau de l'*Euglenopsis vorax* ; « der kern wurde nicht beobachtet » (1) ; il n'indique pas davantage le mode de reproduction.

Le noyau, à l'état de repos, occupe une position centrale ; son diamètre varie entre 3 à 4 μ (Pl. XXXII, fig. 12) ; le nucléole est très développé, tandis que le nucléoplasme est

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 367.

relativement peu abondant ; ce dernier se présente sous l'aspect homogène, mais il est fort possible qu'il n'y ait là qu'une apparence.

Le cytoplasme, au milieu duquel se trouve le noyau, est incolore, réfringent ; on y voit parfois quelques vacuoles, surtout dans la partie postérieure du corps. Nous n'avons pas vu de paramylon ; les granules qui se voient sur certains individus, en plus ou moins grand nombre, se colorent en acajou par la teinture d'iode ; ce sont peut-être des granulations de glycogène.

Nous avons suivi la reproduction sur le vivant, et aussi sur des exemplaires fixés et colorés ; ces deux sortes d'observations se complètent utilement.

La division s'achève en 5 à 6 minutes environ ; elle se produit pendant le mouvement et les flagellums sont visibles dès le début ; la vacuole contractile se sépare en deux et l'échancrure commence à s'étendre vers le bas. Le protoplasma est incolore et homogène à la partie supérieure ; il est granuleux et renferme quelques résidus dans sa partie postérieure. Les deux individus restent d'abord parallèles ; mais lorsque l'échancrure arrive vers le bas, ils se placent dans le prolongement l'un de l'autre, et une traction énergique amène leur séparation (Pl. XXXII, fig. 7-11).

La manière dont se comporte le noyau pendant cette bipartition est du plus haut intérêt au point de vue de la division cellulaire en général, dans ses rapports avec l'élément nucléaire.

Le schéma de la division rappelle celui de l'haplomitose chez les Eugléniens ; le nucléole s'allonge, entraînant avec lui le nucléoplasme ; le noyau prend ainsi successivement un contour elliptique ; on le voit ensuite s'allonger en bâtonnet, prendre finalement la forme d'un haltère ; c'est à ce stade que la séparation se produit ; le nucléole qui s'est renflé à ses deux extrémités se rompt en son milieu ; les deux moitiés qui ont entraîné avec elles une part corres-

pondante du nucléoplasme ont d'abord l'aspect claviforme ; elles s'arrondissent en un nouveau nucléole qui s'entoure d'une zone étroite de nucléoplasme ; les deux noyaux ont repris l'état de repos (Pl. XXXII, fig. 13-24).

Ce cas de division nucléaire est tout à fait remarquable, quelle que soit la façon dont on l'envisage ; le nucléole se comporte tout à fait comme chez les autres Eugléniens, et nous sommes sur la ligne phylogénétique qui unit ces derniers aux Flagellés les plus inférieurs. La discussion ne peût guère exister qu'au sujet du nucléoplasme ; celui-ci, malgré l'apparence homogène qu'il présente, ne renfermerait-il pas cependant, comme les Eugléniens proprement dits, un véritable spirème ? Dans ce cas, nous aurions affaire à une haplomitose tout à fait normale.

En attendant qu'on puisse résoudre ce problème, si toutefois il comporte une solution avec nos moyens d'observation actuels, nous préférons nous en tenir aux faits tels qu'ils se présentent. Le noyau de l'*Euglenopsis* ne montre ni spirème ni chromospires ; sa division est une amitose par étirement ; c'est évidemment dans cette sorte d'amitose que prend son origine l'haplomitose des Eugléniens. On peut en conclure que l'*Euglenopsis* est un des ancêtres flagellés des Eugléniens, ce qui est confirmé par la forme du corps et son organisation générale ; on peut dire aussi que ce fait vient à l'appui des idées que nous avons fréquemment exprimées au sujet de la nutrition ; pour nous, la nutrition animale a précédé la nutrition végétale, et même la nutrition saprophytique ordinaire. Lorsque nous passons des *Euglena*, des *Trachelomonas*, colorés en vert, aux *Astasia* saprophytes et ensuite à l'*Euglenopsis vorax* à nutrition animale, nous descendons évidemment vers l'origine ancestrale du groupe où le noyau se divise par amitose. Quant à dire si cette amitose est réelle, ne comportant ni chromosomes, ni spirème, ni chromospires, ou seulement une apparence due à l'insuffisance de la tech-

nique actuelle, la chose est présentement impossible ; les conclusions générales n'en seraient pas d'ailleurs modifiées.

Il est incontestable que les Flagellés prennent naissance aux dépens des Rhizopodes ; nous avons déjà vu que la lignée des *Monas*, si nombreuse et si importante par son évolution ultérieure, possède un mode de karyokinèse semblable à celui de l'*Amœba Gleichenii* ; nous avons montré que la division nucléaire des *Bodo* se rattache au type de l'*Amœba limax* ; il est assez probable que parmi les Amibes, il s'en trouvera qui auront exactement le mode de division observé chez l'*Euglenopsis*.

Si maintenant nous envisageons le sens de la division, nous trouvons également dans cet *Euglenopsis vorax* un fait des plus intéressants.

La division du corps est longitudinale comme chez les autres Flagellés, et aussi comme chez la plupart des Eugléniens ; l'axe nucléolaire s'allonge donc dans le sens transversal (Pl. XXXII, fig. 13-16) ; mais bientôt, sans doute à cause du peu de largeur de la cellule, cet axe bascule, et le fuseau nucléaire — si on peut employer cette expression dans l'amitose — devient longitudinal (Pl. XXXII, fig. 14, 15, 25).

Nous avons signalé un cas de ce genre dans le *Trachelomonas lagenella* dû à la même cause (1) ; cette position secondaire du fuseau a entraîné, dans cette dernière espèce, comme conséquence directe, une bipartition transversale du corps.

Dans l'*Euglenopsis vorax*, les choses n'ont pas été aussi loin ; lorsque l'échancrure se produit à partir de l'avant, le corps s'élargit et le fuseau se recourbe, portant ainsi une de ses extrémités dans la moitié de cellule qui en est dépourvue (Pl. XXXII, fig. 17-23); lorsque le plan de sé-

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens, loc. cit.*, p. 132 du tirage à part.

paration atteint le tiers inférieur, chaque moitié a son noyau en reconstitution à la place qu'il occupera plus tard ; ce noyau revient très vite à l'état de repos au moment où la séparation des cellules-filles se produit (Pl. XXXII, fig. 24).

Il faut avoir suivi ainsi tous les stades de la division pour comprendre qu'avec un axe nucléolaire longitudinal, la bipartition peut cependant continuer à rester elle-même longitudinale.

Nous avons déjà fait autrefois allusion à l'importance de ces constatations dans notre théorie du cloisonnement (1).

Les kystes n'étaient pas connus dans cette espèce ; dans notre première culture faite avec du crottin de cheval, les formations étaient en petit nombre. Il en a été autrement dans la culture avec jus de pruneaux, où ils se sont montrés très abondants.

Ces kystes ont au début une forme en biscuit, assez voisine, pour les dimensions, de celles du corps ; plus tard, nous les avons retrouvés par milliers à la surface du liquide ; le protoplasma était condensé en sphère ou en lentille et entouré d'une épaisse membrane (Pl. XXXII, fig. 26-27) ; autour de cette membrane, on voyait une épaisse couche gélatineuse qui paraissait entourer toute la sphère ; en réalité, cette substance d'aspect gélatineux formait seulement une sorte de plateau.

Le protoplasma de ces kystes renfermait de nombreux globules réfringents ; nous ignorons s'il s'agit d'huile ou de glycogène, car nos notes portent que la paroi du kyste se montre imperméable aux réactifs.

En résumé, nous avons dans cet *Euglenopsis vorax* un flagellé des plus intéressants ; ses affinités par le haut avec les Eugléniens ne sont pas contestables, mais il faudra maintenant rechercher sa parenté avec des Flagellés moins élevés

(1) P.-A. Dangeard : *Observations sur la théorie du cloisonnement* (Comptes rendus, Acad. des sc., t. CXXXVI).

en organisation, plus rapprochés par conséquent des Amibes et des êtres qui leur ressemblent.

Peranema trichophorum Ehrg.

Nous n'avons pas l'intention de revenir sur la description de cette espèce si commune et si fréquemment décrite (1).

Nous nous sommes attaché uniquement à l'étude du noyau et de son mode de division.

Ce noyau occupe une position assez variable ; il est en général, situé vers la partie postérieure du corps (Pl. XXXII, fig. 1) ; plus rarement, il est médian (Pl. XXXIII, fig. 2).

Les dimensions du noyau sont en rapport avec la grosseur des individus dont quelques-uns atteignent une longueur de 70 μ sur une largeur de 20 μ ; le diamètre moyen de ce noyau varie entre 10 et 12 μ ; son contour est sphérique ou elliptique.

Nous retrouvons là tous les caractères du noyau des Euglènes ; le nucléole est central et très gros ; le nucléoplasme est abondant avec une structure granuleuse ou fibrillaire, ce qui est l'indice de l'existence d'un spirème (2).

Au moment où le noyau va se diviser, la cellule s'arrondit plus ou moins et le nucléole s'allonge en un bâtonnet qui atteint la membrane nucléaire ; les chromospires ou replis du spirème se placent parallèlement au nucléole. Le nucléole, en continuant à s'allonger, dépasse la surface du noyau et il se renfle à ses deux extrémités ; les chromospires sont alors complètement parallèles à l'axe ; celui-ci s'allonge davantage, entraînant à ses deux extrémités renflées les chromospires qui ont subi une division transversale. Enfin les chromospires s'unissent en un nouveau spirème autour de chaque nucléole revenu à la forme sphérique

(1) Klebs : *loc. cit.*, p. 368.

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens*, *loc. cit.*, p. 235.

(Pl. XXXIII, fig. 5-8). C'est à l'anaphase que la cellule commence à montrer l'étranglement qui la séparera en deux cellules-filles.

Comme la cellule mère s'arrondit pour la bipartition, on a quelque difficulté à reconnaître le sens de la division ; nous avons pu cependant établir que cette bipartition est transversale, d'après la position occupée par le tube œsophagien.

En résumé, le noyau du *Peranema* a une structure exactement semblable à celui des Eugléniens ; il se divise de la même manière par haplomitose.

c) *Petalomonadina*.

En suivant la classification donnée par Klebs, c'est ici que nous devons étudier un petit organisme désigné par Stein sous le nom de *Scytomonas pusilla* ; nous allons constater une fois de plus que les groupements, en systématique, éloignent souvent les uns des autres des êtres qui se touchent et sont proches parents ; le *Scytomonas pusilla* ne diffère de l'*Euglenopsis vorax* que par ses dimensions beaucoup plus faibles ; si la forme du corps est plus fixe, c'est une question de degré qui ne peut guère intervenir dans la considération de la parenté de ces deux Flagellés.

Scytomonas pusilla Stein.

Ce petit organisme vit dans les infusions ; Stein, qui l'a découvert, s'est borné à en donner quelques figures qui le représentent à l'état ordinaire et au stade de division longitudinale; pour en avoir une idée plus complète, il faut arriver aux recherches de Klebs (1).

Ce savant indique comme dimensions du corps : longueur, 4, 8-6 μ ; largeur, 2,4-3 μ ; la forme que nous avons étu-

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 377.

diée, et qui appartient cependant à cette espèce, avait des dimensions sensiblement plus grandes, puisque sa longueur atteignait 10 μ et davantage.

Le corps a une forme ovale, avec une extrémité postérieure assez fréquemment arrondie; à l'avant, se trouve un flagellum assez rigide, de la longueur du corps ; nous avons parfois remarqué à son point d'insertion un petit nodule chromatique; mais cette disposition n'est pas générale; il existe à l'avant une vacuole auprès de laquelle une seconde se forme avant que la première ait disparu (Pl. XXXIII, fig. 9).

Le corps est de consistance assez rigide; il ne se déforme pas ; le cytoplasme est incolore ; il renferme quelques petits granules.

Le mode de nutrition a été bien indiqué par Klebs ; le *Scytomonas* avance doucement en avant, en agitant son flagellum; brusquement le corps s'arrête et le flagellum devient immobile ; on aperçoit alors une Bactérie fixée à l'avant du corps ; s'il s'agit d'une espèce de forte taille, on peut constater que la réfringence de la Bactérie diminue ; son contenu passe dans le cytoplasme du Flagellé ; celui-ci reprend ensuite son mouvement, abandonnant l'enveloppe vide ; il n'a pas été possible à Klebs de s'assurer si les Bactéries de petite taille étaient ainsi absorbées ou si elles pénétraient directement à l'intérieur du corps.

Nos observations ont porté principalement sur le noyau qui n'était connu que par cette seule remarque de Klebs : « Unterhalb der Vacuole liegt der kleine blaschenformige Kern (1). »

Le noyau est situé exactement au milieu du corps ; son diamètre est de 2 μ environ ; on ne distingue qu'un nucléole entouré d'une zone étroite de nucléoplasme incolore (Pl. XXXIII, fig. 10) (2).

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 378.
(2) Klebs : *Loc. cit.*, p. 379.

Malgré ces dimensions minuscules, nous avons pu suivre tous les stades de la division nucléaire ; le nucléole s'allonge dans le sens transversal en forme de bâtonnet chromatique ; celui-ci est recouvert par la couche mince du nucléoplasme ; le bâtonnet nucléolaire va ainsi buter par ses deux extrémitéscontre la paroi du corps.

Pendant cette transformation du noyau, des changements se produisent à l'avant de la cellule ; le nodule chromatique, dont nous avons déjà signalé l'existence à la base du flagellum, s'élargit, et il semble se diviser en deux autres nodules que nous retrouvons un peu plus tard ; ces formations doivent être sans doute assimilées à des blépharoplastes. C'est à ce moment que l'échancrure antérieure commence à se montrer ; chaque pointe est munie de son flagellum ; nous ne saurions dire exactement d'où viennent ces deux flagellums ; il est assez probable qu'un nouveau flagellum s'est développé à côté de l'ancien.

Pendant que l'échancrure progresse, l'axe nucléolaire se renfle à ses deux extrémités, et la reconstitution se fait comme dans l'*Euglenopsis* ; nous avons bien vu les deux extrémités portant les flagellums s'écarter l'une de l'autre, mais nous n'avons pas assisté à la séparation des deux nouveaux individus (Pl. XXXIII, fig. 12-19).

Nous aurions à faire, au sujet de ce mode de division du noyau, les mêmes observations que celles qui viennent d'être développées à propos de l'*Euglenopsis vorax* ; c'est une simple amitose par étirement à cause de l'absence de spirème ; mais il n'est pas douteux que ce soit là le prototype de l'haptomitose des Eugléniens.

L'organisation du *Scytomonas* et son mode de nutrition viennent confirmer cette conclusion ; nous nous rapprochons de plus en plus du type ancestral monadien qui a donné naissance aux Eugléniens.

La chose est à ce point frappante que Kent, sur la foi de la description de Stein, plaçait le *Scytomonas* à côté du

genre *Oikomonas* et que Klebs, tout en conservant ce Flagellé dans les *Petalomonadina*, reconnaît que le mode de nutrition est celui des Monadiens.

Il nous reste à parler d'un détail d'organisation qui se rencontre fréquemment dans cette espèce, et qui est d'interprétation difficile.

Klebs a remarqué que chez le *Scytomonas*, certains individus présentaient une échancrure postérieure, au lieu de l'échancrure antérieure qui se produit normalement pour la bipartition ; à première vue, l'idée d'une copulation se présente naturellement à l'esprit ; mais on est détourné de cette idée par le fait que l'extrémité de la cellule, ainsi échancrée, ne porte qu'un flagellum et ne possède qu'une vacuole ; Klebs pense qu'il faut voir là une exception dans la façon dont se produit l'échancrure pour la division « Hochst wahrscheinlich kann die Einschnurung ausnahmsweise am Hinterende beginnen immerkin eine auffallende Erscheinung (1). »

Stein avait déjà fait autrefois une remarque semblable à propos du *Cercomonas muscae domesticae* (2).

Nous aurions vivement désiré pouvoir élucider ce point délicat du développement.

Nous pouvons affirmer qu'il ne s'agit pas d'une bipartition ordinaire, avec un simple changement dans la direction de l'échancrure.

En effet, nous venons de voir que la division du noyau accompagne la bipartition de la cellule ; or, chez tous les individus qui présentent une échancrure postérieure, les deux noyaux sont à l'état de repos ; ils sont tels, aussi bien lorsque cette échancrure est à peine visible que plus tard, alors que cette échancrure va jusqu'au voisinage du flagellum (Pl. XXXIII, fig. 20-23).

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 379.
(2) Stein : *Loc. cit.*, pl. I, Abth. II, fig. 4.

Cette seule constatation n'implique pas cependant nécessairement, comme conséquence, l'absence de toute relation entre cette disposition et la bipartition ; il faudrait simplement admettre que, par exception, la division ordinaire fournit des individus binucléés qui plus tard se séparent en deux.

Nous avons suivi un de ces individus pendant vingt minutes ; il n'a présenté aucun changement. Or la division chez les Flagellés est, en général, assez rapide ; il est donc assez étonnant qu'aucun progrès dans la bipartition ne se soit manifesté pendant un intervalle de temps aussi long. La présence d'un seul flagellum, inséré sur un unique blépharoplaste, alors que la cellule est très profondément échancrée, me semble constituer un autre argument des plus sérieux contre l'hypothèse de la bipartition.

Toutes ces raisons résumées me semblent suffisantes pour affirmer qu'il ne s'agit pas ici d'un stade de bipartition.

L'hypothèse d'une copulation est plus séduisante, mais elle se heurte à une grave objection ; il est difficile, en effet, de concilier la présence d'un unique flagellum avec la fusion de deux gamètes.

Il faut donc attendre de nouvelles observations avant de se prononcer.

CINQUIÈME PARTIE

Nous ne pouvons songer à résumer tous les faits d'observation contenus dans ce mémoire : pour chacun d'eux, il est nécessaire de se reporter à la description qui en a été donnée dans la partie systématique.

Mais il peut être utile de traiter ici à un point de vue général quelques-uns des problèmes qui se rattachent étroitement à la vie des organismes inférieurs, et qui ont une répercussion immédiate sur notre façon d'envisager la biologie des êtres supérieurs.

A) *La chromatine extranucléaire.*

Nous allons tout d'abord envisager la question de la *chromatine extranucléaire,* qui, on peut le dire sans exagération, a pris, dans ces dernières années, une place considérable dans les préoccupations des histologistes et des protistologistes.

La théorie des *chromidies* et du *réseau chromidial* a été développée en 1902 par R. Hertwig dans un mémoire qui depuis a servi de base à tous les travaux et à toutes les discussions sur ce sujet (1).

R. Hertwig désignait sous le nom de *chromidies* des corpuscules qui sont disséminés dans le protoplasma de l'*Actinosphærium* et qui se colorent, sous l'influence des réactifs, comme la chromatine ; ils tirent leur origine des noyaux, et dans certains cas on peut voir ceux-ci se transformer en chromidies.

Le nom de *réseau chromidial* était donné par R. Hertwig

(1) R. Hertwig : *Die Protozoen...* (Archiv. f. Protist., Bd. I., 1902).

à un réseau chromatique extranucléaire, qui existe chez les Arcelles et qui forme une sorte d'anneau à la périphérie du corps. D'après ce savant, le réseau chromidial possède la propriété de fournir *directement de nouveaux noyaux* qui serviront à la reproduction, alors que les deux anciens noyaux sont destinés à disparaître par dégénérescence.

Il est facile maintenant de saisir l'importance de ce fait pour le cas où il eût été établi de manière irréfutable.

La question de la *génération spontanée* va s'ouvrir à nouveau, non plus, il est vrai, à propos de la cellule elle-même ou de l'organisme protozoaire qu'elle constitue, mais pour un élément de cette cellule, dont l'individualité se trouvait presque consacrée au même titre par l'adage bien connu, cher aux histologistes : *Omnis nucleus a nucleo*.

A l'heure actuelle, les disciples d'Hertwig ne semblent avoir aucun doute sur la naissance de nouveaux noyaux aux dépens d'un réseau chromidial, chez un certain nombre de Protozoaires, et ils ne cachent pas leur espoir d'étendre ces notions nouvelles aux éléments cellulaires des Métazoaires.

C'est ainsi qu'Awerinzew, à la suite d'une étude sur le *Lymphocystis johnstonei*, écrit : « Die hier beobachtete Erscheinung einer vollstandigen Verschmelzung des Chromatins, Plastins und Protoplasmas mit darauf folgendem Auftreten von neuen Kernelementen aus dieser gemeinsamen homogenen Masse kann unter anderem als eine ausgezeichnete Illustrierung zu der vom Schaudinn ausgesprochenen Auffassung von der Ubereinstimmung von Kernsubstanz und Protoplasma dienen (1). » Et plus loin, le même auteur ajoute que, pour lui, le temps est proche où on aura, comme pour les Protozoaires, la preuve que chez les Métazoaires, les noyaux ne proviennent pas nécessairement d'autres noyaux préexistants.

(1) S. Awerinzew : *Studien über parasitische Protozoen* (Archiv. f. Protistenk. Bd. XIV, 1909, p. 353).

Lorsqu'on se trouve en présence d'une théorie aussi importante que celle-ci, il est intéressant, avant de la soumettre à une étude critique, d'en suivre l'évolution, à partir du germe, celui-ci fût-il, comme dans le cas actuel, le résultat presque certain d'une erreur d'observation.

La théorie repose sur la formation, chez l'*Arcella vulgaris*, de nouveaux noyaux, aux dépens du réseau chromidial. Nos propres recherches, exposées précédemment, viennent à l'encontre de cette opinion ; mais la chose n'aurait pas d'autre importance, si par ailleurs on avait assisté à la naissance de noyaux formés par la chromatine extranucléaire. On a alors comme second point de départ les recherches de Schaudinn sur les *Polystomella* (1).

Il existe chez ces Foraminifères une alternance de générations. La génération microsphérique possède de nombreux noyaux qui, à la fin de la période végétative, se dissolvent et se transforment en chromidies, de telle sorte que tout le protoplasma est parcouru par un réseau et par des stries chromatiques. Ce protoplasma sort de la coquille et il se fragmente en *pseudopodiospores* qui sont le point de départ de la génération mégalosphérique. Ces pseudopodiospores n'ont d'abord que des chromidies dans leur cytoplasme ; plus tard, avec la formation de la coquille, on voit un noyau principal se différencier aux dépens des chromidies, alors que les autres chromidies se divisent et se multiplient. Pendant que le noyau principal disparaît par dégénérescence, les chromidies se transforment en noyaux vésiculaires ; ceux-ci subissent par karyokinèse une double bipartition, s'entourent de protoplasma, deux flagellums apparaissent, et on a alors une flagellospore qui copule avec une autre pour donner une copula. De ces copula proviennent les individus microsphériques.

(1) Consulter pour la bibliographie le mémoire de F.-W. Winter : *Zur Kenntnis der Thalamophoren* (Arch. f. Protist., Bd. X, 1907).

On peut déjà entrevoir une différence essentielle entre le rôle attribué aux chromidies de l'*Actinosphærium* et celui qui est rempli par le réseau chromidial des Arcelles et les chromidies du *Polystomella*. Dans le premier cas, la chromatine extranucléaire ne sert qu'aux échanges intracellulaires ; elle ne prend part qu'aux phénomènes de nature végétative ; dans le second cas, cette chromatine du protoplasma fournit les noyaux des éléments reproducteurs.

Cette distinction a été établie avec beaucoup de soin par Richard Goldschmidt (1) ; cet auteur a proposé de conserver pour la première le nom de chromidium et de chromidies, alors que pour la seconde on emploierait la désignation de *sporetium*, expression qui aurait l'avantage d'indiquer le rôle que joue cette chromatine extranucléaire dans les phénomènes reproducteurs. Mesnil a fait remarquer que cette expression de sporetium et de sporeties avait déjà été employée dans un autre sens, chez les Mycètes, et il propose de distinguer les chromidies végétatives sous le nom de *trophochromidies*, alors que les chromidies reproductrices seraient désignées sous le nom d'*idiochromidies* (2). De son côté, et la même année, Schaudinn sépare les *chromidies* en *somatochromidies* et *gamétochromidies* (3).

Nous allons maintenant examiner l'état de nos connaissances au sujet de ces deux sortes de formations, en commençant par les premières, c'est-à-dire par celles qui sont en relation avec les phénomènes végétatifs.

Le type de ces chromidies végétatives se trouve chez l'*Actinosphærium*, où elles ont été étudiées à diverses reprises par R. Hertwig ; ce sont des corpuscules en forme de bâtonnets ou de grains anguleux qui sont situés principale-

(1) R. Goldschmidt : *Die Chromidien der Protozoen* (Archiv. f. Protist., Bd. V, 1905, p. 126).

(2) Mesnil : *Chromidies et questions connexes* (Bull. Institut Pasteur, vol. III, 1905, p. 313-322).

(3) Cité d'après Winter, *loc. cit.*, p. 103.

ment dans la couche médullaire ; leur abondance est surtout grande dans les périodes de jeûne ou de pléthore ; ils sont formés d'un mélange de chromatine et de substance nucléolaire. Les chromidies proviennent des noyaux : ceux-ci, en totalité ou en partie, perdent leur membrane et la chromatine émigre dans le protoplasma en prenant diverses formes ; les noyaux qui subissent cette transformation ne diffèrent en rien, au point de vue morphologique, des noyaux ordinaires. Dans ses premières recherches, R. Hertwig pensait que les individus pouvaient reformer de nouveaux noyaux en utilisant ces chromidies ; mais ce savant a reconnu depuis, en 1904, que les individus chez lesquels la totalité des noyaux avait subi la transformation en chromidies étaient désormais incapables de survivre (1) ; dans le cas où ils continuaient à se développer, c'est que leur protoplasma renfermait encore quelques noyaux non modifiés. En résumé, les noyaux de l'*Actinosphærium* peuvent, en se détruisant, céder leur chromatine au protoplasma, sous la forme figurée de somatochromidies ; mais ces derniers éléments sont incapables de former de nouveaux noyaux. La constatation a son prix, car elle montre que, contrairement aux premières conclusions, l'individualité du noyau ne subit ici aucune atteinte.

Tout récemment, Maria Boissevain, étudiant l'action du froid et de la chaleur sur ce même *Actinosphærium*, a suivi à nouveau la production des chromidies par les noyaux et leur transformation ultérieure en pigment (2).

On doit probablement ranger dans cette même catégorie les corps chromatoïdes rencontrés par Léger chez diverses Grégarines (3) ; ils peuvent être disséminés dans le proto

(1) R. Hertwig : *Ueber phys. Degeneration bei Actinosphærium Eichhorni* (Festchr. f. E. Hæckel, 1904).

(2) M. Boissevain : *Ueber Kernwerh von Actinosphærium* (Archiv. f. Protist Bd. XIII, p 167).

(3) Léger : *La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus* (Arch. f. Protist., Bd. III, 1904).

et dans le deutomérite comme dans les *Stylorhynchus*, ou bien rassemblés en une masse compacte, comme chez le *Didimophyes gigantea* et la *Gregarina maculata*. Cette dernière espèce, soumise à un jeûne d'un mois, avait son protoplasma rempli d'un nombre considérable de chromidies particulièrement développées.

De son côté, Drzewecki, étudiant les *Monocystis magna, agilis* et *porrecta*, a vu les noyaux se fragmenter en particules de chromatine qui se répandent dans le protoplasma et y disparaissent (1).

Les observations de R. Goldschmidt (2) sur la formation des chromidies dans les *Pelomyxa* sont particulièrement intéressantes. Il existe ici une destruction régulière des noyaux donnant naissance aux chromidies et aux corps brillants ; dans les noyaux qui vont subir cette transformation, la membrane se renfle et s'écarte ainsi de la masse nucléaire, à laquelle elle reste reliée par de longs trabécules de linine. La plastine se sépare de la chromatine et, en augmentant de volume, tend à occuper toute la cavité nucléaire : pendant ce temps, la chromatine réunie en sphérule gagne la périphérie du noyau et se trouve éliminée dans le protoplasma où elle forme les chromidies ; la sphère de plastine qui reste devient directement un corps brillant, après disparition de la membrane nucléaire.

La présence de chromatine dans le protoplasma, sous quelque nom qu'on la désigne, est une chose bien établie. Il y aura lieu simplement de déterminer plus exactement dans chaque cas particulier son mode de formation.

1° Elle peut provenir d'une dégénérescence de noyaux dans un organisme plurinucléé ou dans un organe à plusieurs noyaux.

L'*Actinosphærium* et les *Pelomyxa* forment leurs chromi-

(1) Drzewecki : *Ueber veget. Vorg. im Kern und Plasma der Greg.* (Archiv. f. Protist., Bd. III, 1904).

(2) R. Goldschmidt : *Loc. cit.*, p. 130.

dies dans ces conditions ; mais il doit être bien entendu que si tous les noyaux subissent cette transformation, l'individu est appelé à disparaître.

Nous avons observé des phénomènes du même genre dans nos recherches sur le périthèce des Ascomycètes : les noyaux des anthéridies ne servent plus à la fécondation, qui se trouve reportée plus loin dans le développement ; ils entrent en dégénérescence, et leur chromatine se trouve disséminée dans le cytoplasme ; cette chromatine est sans doute utilisée ultérieurement dans les échanges cellulaires (1).

2° Il nous paraît probable que la chromatine des noyaux peut passer à l'état dissous au travers des membranes nucléaires pour aller se déposer en chromidies de forme variable dans le protoplasma ; ces chromidies, à leur tour, sont susceptibles de disparaître au même titre que certaines autres réserves cellulaires.

Toutes ces premières observations, qui ont eu pour point de départ les chromidies de l'*Actinosphærium*, si on les réduit aux faits bien établis, n'impliquent nullement une dérogation à l'opinion classique sur l'origine des noyaux.

Il en est tout autrement des recherches qui vont suivre : nous allons voir que toute une école, à la suite de R. Hertwig et de Schaudinn, admet qu'il existe ce que nous appellerons une *génération spontanée* des noyaux au sein du protoplasma.

Ce sont d'abord les travaux d'Hertwig sur l'*Arcella vulgaris*, d'après lesquels le réseau chromidial donne naissance à des noyaux qui sont désignés sous le nom de noyaux secondaires, pour les distinguer des deux gros noyaux ordinaires ou noyaux primaires. Tandis que ces derniers disparaissent, les autres, au contraire, nés du chromidium, subissent des divisions karyokinétiques : les Arcelles arrivent ainsi à posséder

(1) P.-A. Dangeard : *L'origine du périthèce chez les Ascomycètes* (le Botaniste, série X).

un nombre plus ou moins grand de noyaux secondaires.

Hertwig a étendu ses observations à d'autres Monothalmes où il a rencontré également un chromidium affectant des dispositions variables : ce réseau chromidial joue un rôle analogue à celui des Arcelles, en particulier dans les *Difflugia globosa* et *pyriformis* et aussi dans l'*Echinopyxis aculeata ;* il fournit de petits noyaux secondaires, alors que le noyau primaire est encore « *nachzuweisen* ».

Nous avons, d'autre part, les recherches de Schaudinn sur le *Polystomella* que nous avons citées précédemment : dans ce genre, les chromidies se transforment en noyaux qui sont utilisés par chaque gamète.

Des phénomènes analogues se passent lors de la reproduction dans le *Centropyxis aculeata* et chez le *Chlamydophrys stercorea* ; à un moment donné du développement, et en rapport avec la reproduction sexuelle, le noyau végétatif entre en dégénérescence et le réseau chromidial ou les chromidies fournissent les noyaux des gamètes.

L'*Amœba coli* possède, toujours d'après le même savant, un chromidium aux dépens duquel se différencient les noyaux sexuels ; chez l'*Entamoeba histolytica*, le noyau, à la fin de la vie végétative, produit des chromidies qui se disséminent dans le protoplasma ; à ce moment, le noyau meurt et les chromidies se disposent à la surface, s'entourent de cytoplasme et forment des spores qui s'enkystent et serviront à une nouvelle infection (1).

Les recherches de Schaudinn tendent donc à prouver qu'à côté des noyaux végétatifs ordinaires un certain nombre de Protozoaires possèdent un réseau chromidial ou des chromidies dont le rôle est de fournir les noyaux sexuels par génération spontanée, alors que les noyaux végétatifs meurent et disparaissent ; les chromidies de cette espèce correspondent à des gamétochromidies.

(1) Consulter R. Goldschmidt : *Loc. cit.*, p. 131-134.

Schaudinn a tiré de ces observations un certain nombre de conclusions dont nous aurons aussi à nous occuper au titre sexualité.

Les noyaux ordinaires, appelés à mourir tôt ou tard par dégénérescence, sont des noyaux végétatifs comparables au *macronucleus* des Infusoires ; les chromidies qui engendrent les noyaux sexuels correspondent au *micronucleus* ; les organismes protozoaires auraient ainsi des noyaux de deux sortes, comme les Infusoires : les uns de nature purement végétative et comparables au macronucleus ; les autres sous forme de chromidies ou des noyaux qui en dérivent contiendraient la chromatine sexuelle au même titre que le *micronucleus*.

On a fondé sur ces différences toute une théorie de la sexualité qui tient une grande place dans les mémoires récents relatifs à la Protistologie.

Il ne faut pas craindre, pensons-nous, de déclarer hautement que la théorie de la génération spontanée des noyaux, aussi bien que celle qui attribue à la cellule des Protozoaires, et par extension à celle des Métazoaires, un double noyau, ayant des fonctions différentes, ne reposent à l'heure actuelle sur aucun fait probant.

Nous allons en donner la preuve en examinant les travaux qui se rapportent aux trois principales directions suivies en vue d'élucider ces problèmes.

1° La théorie de la génération spontanée des noyaux a vu le jour dans des études sur l'*Arcella vulgaris*. Or il résulte de nos recherches que les noyaux des Arcelles se transmettent par mitose conjuguée aux générations qui se succèdent ; le chromidium rentre dans la catégorie des somatochromidies, sans aucun rôle dans les phénomènes sexuels, s'il en existe ; toutes les erreurs qui se sont accumulées à propos de la reproduction des Arcelles ont été occasionnées par des faits de parasitisme ; qu'on veuille bien se reporter à ce que nous avons dit à propos des modes de reproduc-

tion connus sous le nom de bourgeonnement, agamogonie, gamogonie et chromidiogamie, et on verra qu'il est inutile de chercher plus longtemps à s'appuyer sur le développement des Arcelles pour combattre l'individualité de l'élément nucléaire.

Nous sommes moins à l'aise, parce que nous n'apportons pas d'observations personnelles, pour réfuter les conclusions de Schaudinn sur les *Polystomella* et organismes voisins.

Il semblerait même que le rôle des chromidies ne puisse faire aucun doute, à la suite du travail de F. W. Winter sur la structure et le développement du *Peneroplis* ; d'après ce savant, la chromatine extranucléaire du *Peneroplis* a, comme chez le *Polystomella*, la valeur de gamétochromidies (1).

Le *Peneroplis* présente un dimorphisme semblable à celui des autres Foraminifères ; il accompagne l'alternance de la génération asexuelle, représentée par les agamontes donnant les agamètes et par les gamontes fournissant les gamètes. Les individus agamontes renferment des noyaux sphériques ou allongés qui semblent se multiplier par une sorte de « division multiple » ; à la fin, le protoplasma est rempli de particules chromatiques ou chromidies : « Sobald der Agamet auskriecht und herumwandert, sind Stellen grosserer und geringer Dichte der fein verteilten Chromatinsubstanz deutlicher wir haben wieder einen mehr netzigstrahnigen Charakter vor uns (2). »

Les agamèes donnent en se développant des gamontes ; les particules chromatiques très nombreuses, disséminées dans le cytoplasme, n'ont pas de forme déterminée ; plus tard, un certain nombre d'entre elles se réunissent et forment, sans qu'on puisse suivre en détail le phénomène, un gros *macronucleus* ou noyau végétatif ; il rappelle par sa structure les noyaux des agamontes ; en dehors de lui, la chro-

(1) F. Winter : *Loc. cit.*
(2) F. Winter : *Loc. cit*, p. 101.

matine sexuelle est répandue dans le protoplasma sous forme d'une multitude de particules chromatiques. Tandis que le *macronucleus* entre en dégénérescence, ces petites chromidies s'organisent en noyaux qui probablement se divisent par mitose, avant de donner le noyau ordinaire des gamètes.

Notre intention n'est pas d'essayer de jeter le discrédit sur ces travaux relatifs à l'histologie des Foraminifères ; nous en apprécions la haute valeur et l'importance.

Mais si nous considérons que sur des organismes d'étude plus facile, comme les Arcelles, Hertwig et ceux qui l'ont suivi, Awerinzew, Elpatiewsky, Boris Swarczewsky, se sont trompés incontestablement sur le rôle du chromidium et la génération spontanée des noyaux, il nous sera permis de dire qu'il faut être très prudent dans l'appréciation des résultats annoncés à propos des Foraminières.

Il est à remarquer que chez les organismes dont le protoplasma renferme de nombreux noyaux, ceux-ci se divisent en même temps ; ils passent simultanément par les mêmes stades : c'est un fait que nous avons signalé à plusieurs reprises, en particulier chez les Vampyrelles. Or rien ne ressemble plus à des chromidies disséminées dans le protoplasma qu'un grand nombre de petits noyaux en mitose simultanée. Le fait est frappant chez les Vampyrelles, mais il est encore plus probant, comme point de comparaison avec les Foraminifères, si l'on se reporte aux *Synchytrium*. Le sporange primaire des *Synchytrium* possède un très gros noyau ; après un grand nombre de bipartitions, on arrive avec les sporanges secondaires à des éléments nucléaires très petits ; dans les dernières mitoses qui accompagnent la formation de ces sporanges secondaires, le protoplasma semble rempli de petits granules chromatiques sans individualité ; il ressemble tout à fait comme aspect au protoplasma du *Perenoplis*, avant la formation des gamètes. Si le *Synchytrium* offrait les mêmes difficultés d'observations que

les Foraminifères, on aurait sûrement quelque doute sur la parenté des noyaux des zoospores avec le gros noyau du début.

Avant d'admettre la génération spontanée des noyaux, nous attendrons personnellement qu'elle soit prouvée sur des exemples d'observation plus facile.

On a bien essayé cette démonstration chez les Amibes et chez différents Protozoaires ; mais il ne nous semble pas qu'on ait réussi.

Prenons d'abord les Amibes chez lesquelles on a signalé la présence de chromidies et la génération spontanée de noyaux.

On sait que Schaudinn avait décrit chez l'*Entamœba coli* une formation de noyaux aux dépens des chromidies, lors des phénomènes d'autogamie qui se produisent dans cette espèce ; mais Hartmann a constaté récemment que les anciens noyaux persistent et que les chromidies sont de nature purement somatique, ainsi que la chose a lieu, d'après Wenyon, chez l'*Entamœba muris*.

Dans l'*Entamœba tetragena*, Hartmann décrit des chromidies qui sortent du noyau et se divisent dans le cytoplasma pour s'unir à nouveau ensuite en un ou plusieurs corps compacts qu'il désigne sous le nom de « somatische Kermelemente » (1).

Tout récemment, Hartmann est revenu sur cette formation des chromidies, à propos de l'*Amœba histolytica*, et il écrit : « Vielleicht entstehen die ersten sog. Chromidialkorner ausschliesslich durch derartige Caryosomteilung, so dass es sich in Wirklichkeit um gar keine echte Chromidienbildung sondern um die eine oder mehrmalige Abschnurung totipotenter kleiner Kerne handelt (2). »

En lisant ces lignes et celles qui suivent, on se rendra

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (*loc. cit.*, p. 281).

(2) Hartmann : *Untersuchungen über parasitische Amoben* (Arch. f. Protist., Bd. XVIII, p. 215).

compte que tout ce qui a été dit jusqu'ici au sujet des relations entre chromidies et noyaux chez les Amibes est hypothétique, sinon complètement inexact.

Dans les nombreuses espèces d'Amibes que nous avons étudiées, nous avons rencontré des chromidies au moment de l'enkystement ; ces chromidies se montrent tout au début de la formation du kyste ; elles sont plus ou moins nombreuses ; elles forment soit des corpuscules compacts de chromatine, soit des sphérules granuleuses ; ces chromidies sont disposées autour du noyau qui occupe le centre. Il est assez naturel de supposer que la chromatine de ces chromidies est en relation avec l'activité nucléaire ; mais si cette chromatine provient du noyau, elle n'en sort qu'à l'état dissous, pour aller se déposer ensuite dans le cytoplasme. Nous avons des doutes sérieux sur l'exactitude des descriptions d'auteurs qui admettent que des chromidies sortent du noyau à travers la membrane. Les chromidies des Amibes disparaissent dans les kystes plus âgés et le cytoplasme devient achromatique ; le noyau lui-même, qui continue à occuper le centre du kyste, paraît beaucoup moins chromatique qu'auparavant.

Rien ne permet de croire qu'il existe chez les Amibes, ainsi que la chose a été admise tout d'abord, une formation de noyaux aux dépens des chromidies ; on doit même éviter avec soin d'employer pour ces formations le nom de noyaux somatiques ; il s'agit simplement d'une substance qui circule dans la cellule et peut se déposer dans le cytoplasme, d'une façon transitoire ou permanente ; en comparant des chromidies à des noyaux, on commet une erreur semblable à celle qui consisterait à ranger les grains d'amidon dans la catégorie des chromatophores.

Inutile d'ajouter que nous n'admettons en aucune façon le schéma de l'autogamie du *Bodo lacertae*, tel qu'il a été donné par Prowazek. On verrait sortir du noyau un certain nombre de vésicules chromatiques qui s'assembleraient en-

suite pour former le noyau sexuel destiné lui-même à se diviser plusieurs fois, avant de donner les noyaux de copulation (1).

En résumé, nous considérons, à la suite de nos recherches sur les organismes inférieurs, que la théorie de l'individualité des noyaux n'est pas aussi menacée qu'on veut bien le dire. Malgré les affirmations de toute une école, *nous n'hésitons pas à écrire qu'aucun fait probant ne permet de croire à une génération spontanée des noyaux.* Là où, comme chez les Arcelles, cette transformation du réseau chromidial en noyaux secondaires paraissait indiscutable, nous avons montré que les auteurs avaient été induits en erreur par des faits de parasitisme ; les deux noyaux ordinaires, loin de se détruire, se transmettent par mitose aux diverses générations qui se succèdent.

Chez les Amibes également, nous avons toujours constaté *une indépendance complète entre les chromidies et le noyau* : les chromidies représentent un simple transport de substance du noyau au cytoplasme ou inversement ; ce sont des éléments souvent transitoires.

Reste la question des Foraminifères, trop obscure pour qu'on puisse s'en servir utilement dans un problème de cette importance.

Si maintenant nous cherchons les causes qui ont pu produire dans ces dernières années un tel mouvement en faveur de la génération spontanée des noyaux, nous les trouvons :

1° Dans l'état encore trop fragmentaire de nos connaissances sur le mode de division des noyaux chez les organismes inférieurs. On a pu croire ainsi que ces noyaux disparaissaient à certaines périodes du développement, alors qu'ils étaient simplement à un des stades de la mitose ; les

(1) Prowazek : *Unters. über einige parasitische Flagellaten* (Arb. a. d. Kais., Gesundheitsamt, Bd. XXI, 1904).

histologistes savent bien qu'à ce moment, les noyaux sont difficiles à apercevoir, surtout lorsque leur diamètre est réduit à quelques μ, comme chez beaucoup d'organismes inférieurs ;

2° Dans le fait que les organismes inférieurs peuvent ingérer dans leur protoplasme des proies de nature variable : algues, flagellés, etc. ;

3° Dans les nombreux cas de parasitisme qui se rencontrent chez les Protozoaires ; nous en avons fait connaître un certain nombre ; il en existe d'autres.

Personne n'est à l'abri d'une erreur ; mais ces erreurs auraient moins d'importance si les auteurs adoptaient comme ligne de conduite de toujours prévenir le lecteur quand il leur reste quelque doute sur l'exactitude d'une observation ou sur son interprétation.

B) *Le noyau et son mode de division.*

L'étude du noyau, telle qu'elle a été faite dans ce mémoire, s'étend à de nombreux genres et à un nombre assez considérable d'espèces appartenant à tous les groupes d'organismes inférieurs : elle s'applique non à un stade quelconque du développement, mais le plus souvent à la vie de l'être tout entière. Dans ces conditions, il serait bien extraordinaire que nous n'ayons pas rencontré un seul cas de génération spontanée des éléments nucléaires si cette origine existe réellement, ainsi que beaucoup d'auteurs essayent maintenant de nous le faire admettre.

Notre opinion est donc que l'individualité du noyau n'est nullement menacée pour l'instant, et que l'ancien adage si combattu dans ces dernières années par toute une école de protistologues, « *omnis nucleus a nucleo* » n'a nullement perdu de sa valeur.

Nous ignorons, bien entendu, ce que nous réserve l'avenir; mais pour l'instant, constatons que la génération spontanée

des noyaux est aussi invraisemblable que la génération spontanée des cellules et des individus. *L'erreur qui consiste à faire naître des noyaux aux dépens du* CHROMIDIUM *des Arcelles, est, selon nous, à rapprocher de celle qui consistait à attribuer autrefois la naissance des grenouilles au simple limon des marais.*

Nous sommes, au contraire, partisan de l'hypothèse monogéniste aussi bien pour le noyau que pour la cellule.

Au fur et à mesure que nos connaissances sur le monde des infiniment petits se complètent et se précisent, nous voyons de mieux en mieux la parenté des différents groupes ; nous constatons qu'ils se rattachent les uns aux autres ; le nombre des types d'organisation diminue de plus en plus à mesure que nous remontons vers l'origine des êtres ; nous arrivons ainsi à une forme primitive qui devait être assez peu différente de ce qu'est aujourd'hui une amibe, par exemple.

Nous pouvons, à partir de ce germe, de cette gouttelette de protoplasma vivant, suivre les différenciations qui se sont produites, soit du côté des Rhizopodes, soit du côté des Flagellés, soit du côté des Algues inférieures, soit encore du côté des Champignons ; non seulement nous suivons la marche des transformations, mais souvent nous en connaissons la cause.

A côté de cette notion incontestée, depuis longtemps établie, d'une structure cellulaire commune à tous les êtres vivants, nous en plaçons une autre qui la complète et l'explique : toutes les cellules, quelque variées que soient leurs formes, quelque compliquée que soit leur organisation, si perfectionné que paraisse leur mécanisme, ont une même origine : qu'elles appartiennent aux plantes ou aux animaux ; qu'elles fassent partie du cerveau d'un Métazoaire ou qu'elles constituent une unité dans le monde des Protozoaires, ces cellules dérivent d'un unique germe primitif, à travers des millions de générations.

Or cet unique germe primitif, cette cellule qui est à la base de toutes nos classifications, possédait un noyau, c'est-à-dire un élément dont la présence était nécessaire tout aussi bien au fonctionnement vital qu'à la reproduction elle-même.

Ce noyau du germe primordial est, selon nous, la souche de tous les noyaux qui existent ou ont existé, de même que la cellule primitive est l'ancêtre de toutes les cellules constitutives des êtres vivants.

En un mot, la génération spontanée n'existe pas plus pour les noyaux qu'elle n'existe pour les éléments cellulaires et les individus.

S'il en est ainsi, on doit pouvoir arriver à retracer l'évolution du noyau dans ses rapports avec l'évolution de la cellule elle-même ; on doit pouvoir suivre ses diverses transformations à travers les groupes à partir d'un type primitif.

L'étude du noyau à ce point de vue est encore à faire presque tout entière. On ne supposait pas, il y a quelques années, que le mode de division du noyau et sa structure possèdent une valeur en classification : la chose est devenue incontestable, à la suite de nos recherches sur les Eugléniens. On n'aurait pas cru davantage qu'il était possible de rechercher la phylogénie des nombreuses familles de Protozoaires et de Protophytes, en utilisant les divers aspects des phénomènes de mitose, et cependant le mémoire actuel fournit à cet égard des preuves nombreuses et convaincantes.

On nous objectera certainement que la cellule primitive, renfermant un noyau qui serait la souche de tous les autres, constitue déjà une individualité très élevée en organisation, dont nous ne connaissons ni l'origine ni le mode d'apparition.

Sans doute ; mais tout ce qui précède la naissance de cette cellule ne peut encore, à l'heure actuelle, être discuté scientifiquement.

Nous voulons en rester ici aux faits d'observation et chercher la meilleure manière de les interpréter.

Or, si nous trouvons dans un spermatozoïde humain, par exemple, une structure semblable à celle d'un Flagellé ; si nous constatons approximativement dans les deux organismes les mêmes relations entre l'appareil locomoteur et le noyau ; si, poussant plus loin l'examen, nous trouvons que ces noyaux ont une structure identique et proviennent de mitoses en tout point pareilles, notre esprit éprouvera une certaine satisfaction à constater que cette similitude tient à une origine commune tant du côté de la cellule que du côté de son élément nucléaire. Notre satisfaction serait bien plus grande encore si nous pouvions savoir comment il se fait que de ces deux germes morphologiquement semblables, on peut le dire, l'un renferme peut-être en puissance le génie d'un Newton ou la puissance modificatrice des idées d'un Darwin ou d'un Lamarck.

Mais il faut se résoudre à n'entrevoir la vérité qu'à travers une brume épaisse, où tout, pour ainsi dire, est discuté ou discutable ; nous n'avançons que péniblement et lentement à la recherche d'une explication rationnelle du monde vivant.

Si, par exemple, on peut accepter définitivement, semble-t-il, la théorie cellulaire et les principes d'évolution qui s'y rattachent, parce que cette théorie ne trouve en face d'elle aucune objection sérieuse, nous reconnaissons volontiers que l'hypothèse d'une origine commune des noyaux n'offre pas le même degré de certitude.

Nous nous bornons à apporter des faits en sa faveur ; nous montrons que les observations qui lui ont été opposées, dans ces dernières années, sont incomplètes ou erronées : une constatation imprévue peut demain, il est vrai, ruiner l'échafaudage. Il n'en resterait pas moins un essai de synthèse où chaque fait d'observation conserve sa valeur intrinsèque ; on y trouverait encore une tentative de groupement des struc-

tures nucléaires et des phénomènes de division, dans un domaine où il reste encore beaucoup à découvrir.

La *grosseur* du noyau chez les organismes inférieurs est, d'une manière générale, en relation étroite avec le volume de la cellule ; les plus gros noyaux ont été rencontrés chez l'*Arcella vulgaris*, le *Pelomyxa vorax*, le *Vacuolaria virescens* etc. ; les plus petits ont été vus dans les formes dissociées de l'*Anthophysa vegetans*, dans les *Spongomonas*, le *Scytomonas pusilla*, etc. ; le diamètre du noyau a ainsi montré des différences qui s'étendent de 1 ou 2 μ jusqu'à 30 μ et davantage. La *position* du noyau est, en général, la même pour les cellules d'une même espèce : théoriquement *le noyau occupe le centre de la cellule* ; la constatation est facile à faire pour les amibes et pour leurs kystes, lorsque ceux-ci sont uninucléés.

Si la cellule est polarisée avec une extrémité antérieure et une extrémité postérieure comme chez les Flagellés, on observe trois manières d'être différentes, reliées entre elles par de nombreux intermédiaires :

1° Le noyau occupe sensiblement le milieu du corps, comme chez le *Bodo caudatus*, le *Vacuolaria virescens*, l'*Euglenopsis vorax*, etc.

2° Il est situé au voisinage de la partie antérieure comme chez les *Monas*, les *Anthophysa*, les *Codosiga*, les *Codonocladium*, etc. ; on est porté à croire que cette situation du noyau à l'avant correspond ici à une répartition spéciale du protoplasma de la cellule : tout le protoplasma de la partie postérieure du corps correspond plus spécialement au trophoplasme de Strasburger ; c'est là que se trouvent les vacuoles nourricières : c'est là également que s'accumule chez les formes dissociées d'*Anthophysa* le gros globule de leucosine.

Chez les *Monas*, le noyau n'est séparé de la surface du corps que par un faible intervalle ; chez le *Trepomonas agilis*, les deux noyaux forment une véritable bordure à la cel-

lule, dans sa partie antérieure, constituant ainsi une exception des plus remarquables à la théorie.

3° Le noyau est assez rarement situé à la partie postérieure du corps : cette disposition existe cependant chez les Cryptomonadinées, où elle se rencontre chez le *Chilomonas Paramœcium* et les diverses espèces de *Cryptomonas*.

La *forme* du noyau est sphérique, sauf au moment des divisions ; mais sa substance est assez malléable pour qu'il puisse présenter des déformations plus ou moins étendues, s'il est comprimé par des enclaves ; c'est ainsi que chez le *Cryptomonas ovata* nous avons trouvé des noyaux dont la surface se moulait exactement sur celle des gros corpuscules qui remplissent certaines cellules et ressemblent à du paramylon.

La *structure* du noyau, lorsqu'on l'envisage chez les divers genres d'organismes inférieurs, semble présenter des différences assez grandes.

En réalité, on y distingue toujours une membrane nucléaire, du nucléoplasme et un nucléole, plus rarement deux.

Le nucléoplasme se montre assez souvent avec une structure homogène et achromatique, comme chez beaucoup d'Amibes et de Monadinées ; mais il est bien rare qu'au moment de la division, des granules chromatiques n'y apparaissent pas, précédant la différenciation des chromosomes.

Fréquemment aussi, le nucléoplasme est abondant ; sa substance renferme alors des granules chromatiques ou des filaments ; cette structure se voit particulièrement bien chez les Arcelles, les *Chilomonas*, les *Peranema*, etc.

Le nucléole a une importance extrêmement variable : le plus souvent il est compact ; cependant chez certaines amibes du groupe *limax*, sa structure est annulaire ; il est formé par un anneau chromatique limitant une partie centrale moins colorée. Le nucléole est réduit parfois à un corpuscule central très petit, comme chez les formes *Monas* de l'*Antho-*

physa vegetans : mais souvent la substance nucléolaire est abondante, et le nucléole forme une grosse sphère qui occupe une portion notable du noyau, comme chez beaucoup d'Amibes. Il en est ainsi également chez les Arcelles, les Eugléniens, etc.

Il existe certainement une relation étroite entre la quantité de substance nucléolaire renfermée à l'intérieur du noyau et les divers aspects que prend le noyau pendant la division.

Nous distinguerons dans le *mode de division* un certain nombre de cas.

1° *La division du noyau se fait sans qu'à aucun moment il y ait apparence de chromosomes ou de spirème* ; il s'agit alors d'*amitose* proprement dite.

Les exemples sont beaucoup moins nombreux qu'on ne le supposerait tout d'abord, et encore doit-on faire les plus expresses réserves sur leur signification.

Nous avons rencontré un cas de ce genre dans l'*Amœba limax* variété δ, où le nucléole annulaire se sépare simplement en deux calottes qui s'éloignent l'une de l'autre, sans que le nucléoplasme montre de chromosomes ; si l'absence de chromosomes au stade de la plaque équatoriale se confirmait, nous aurions une sorte d'amitose rappelant celle qui a été décrite par Schaudinn dans l'*Amœba crystalligera*.

Nous avons fait les mêmes constatations pour deux Eugléniens, l'*Euglenopsis vorax* et le *Scytomonas pusilla* : le schéma de la division est bien celui des autres Eugléniens : le nucléole s'allonge en prenant l'aspect d'un haltère, mais le nucléoplasme reste homogène et ne laisse pas voir les chromospires telles qu'elles existent chez les autres Eugléniens. On se trouve en face de deux hypothèses : il est possible qu'on soit en présence d'une véritable amitose primitive de laquelle dérive l'haplomitose des autres Eugléniens ; mais il n'est pas impossible également que ces noyaux possèdent un véritable spirème qui reste invisible à cause de la petitesse des éléments nucléaires.

Notre opinion est que l'amitose, au sens propre du mot, est excessivement rare.

2° L'*haplomitose* est un mode de division nucléaire que nous avons fait connaître dans nos recherches précédentes sur les Eugléniens : *il est caractérisé par le fait que le spirème ne donne pas naissance à des chromosomes, mais à de simples chromospires ; le nucléole s'allonge et se sépare en deux parties qui entraînent chacune une moitié du spirème* ; nous avons ajouté ici, aux nombreux cas que nous avions fait précédemment connaître, celui du *Peranema trichophorum.*

3° Le nom de *téléomitose* doit être réservé à la division indirecte du noyau, quelle que soit la façon dont se comporte le nucléole ; *pour qu'il y ait téléomitose, il suffit qu'il existe au moment de la division des chromosomes à répartir entre les deux noyaux-frères.*

Mais on conçoit que cette téléomitose n'a pas montré du premier coup et partout des caractères identiques ; le but à atteindre était une répartition exacte de la chromatine entre les deux noyaux-frères ; pour arriver à ce résultat, il y a eu des essais, des tâtonnements dont nous retrouvons encore la trace.

Si on met en parallèle le groupe des Eugléniens, avec son mode de division uniforme chez tous les genres et chez toutes les espèces, et le groupe des Amibes, on est frappé de voir que chez ces dernières, qui se distinguent à peine les unes des autres au point de vue morphologique, la division du noyau se fait suivant plusieurs modes différents.

Mais, en réfléchissant à cette apparente anomalie, on s'aperçoit qu'elle est due à la position même qu'occupent les Amibes dans la systématique ; elles représentent, ainsi que nous l'avons dit déjà, un centre d'évolution duquel se sont détachés les Rhizopodes, les Flagellés et toutes les familles qui dérivent des Flagellés. Or les différences que nous constatons actuellement dans le mode de division nucléaire des

Amibes est sans doute la reproduction fidèle des essais, des tâtonnements, des variations qui se sont produits autrefois à la naissance de chaque série évolutive partant des Amibes.

La destinée de chacune de ces séries était liée sans doute de façon étroite à la perfection acquise par les phénomènes de karyokinèse.

D'autre part, nous ne voyons guère ailleurs d'explication plausible au fait que la karyokinèse se passe d'une manière identique dans certaines Amibes et dans les cellules des organismes supérieurs.

Dans ces conditions, l'étude de la division du noyau chez les Amibes prend un intérêt très grand.

En dehors de la division directe qui devra être l'objet de nouvelles recherches, on distingue chez les Amibes deux cas de téléomitose qui, en apparence du moins, semblent très différents.

a) Dans le premier, le nucléole prend une importance considérable par rapport au volume total du noyau ; ce mode se rencontre dans diverses formes du type de l'*Amœba limax*.

Le nucléole se divise en deux moitiés qui forment les deux calottes polaires du fuseau : des granulations chromatiques, représentant les chromosomes, se disposent en une plaque équatoriale très régulière.

L'ensemble du noyau qui à ce stade possède un contour elliptique s'allonge et prend la forme d'une navette ; les chromosomes, après leur bipartition, deviennent moins distincts, et un peu plus tard, on les trouve groupés de chaque côté en un amas chromatique qui a un aspect claviforme au moment de la séparation définitive.

A l'anaphase, les noyaux en reconstitution possèdent donc une calotte polaire provenant de l'ancien nucléole, un amas chromatique représentant la fusion des chromosomes et un peu de nucléoplasme incolore.

Chaque noyau, à l'état de repos, montre à nouveau une membrane nucléaire, un très gros nucléole qui est constitué pour une part d'une calotte polaire, à laquelle paraît s'être ajoutée la chromatine des chromosomes.

Il est extrêmement difficile d'établir avec ce mode de division l'origine des chromosomes, et dans le cas où il s'agirait de formations permanentes, leur état dans le noyau au stade de repos ; il semble qu'ils viennent du nucléole à la prophase et qu'ils y retournent à l'anaphase.

En réalité, on pourrait admettre — et nous penchons pour cette hypothèse — que les chromosomes sont indépendants du nucléole et qu'ils se chargent d'une partie de la chromatine du nucléole, au moment de la division, chromatine qui reprend ensuite sa place dans le nucléole.

Cette hypothèse a l'avantage de permettre un rapprochement avec la téléomitose normale ; la différence consisterait simplement dans la persistance ici de l'individualité du nucléole et dans une répartition moins exacte de la chromatine par les chromosomes.

b) La division nucléaire des *Bodo* ne diffère guère de la précédente ; le nucléole se divise en deux corpuscules polaires ; mais la répartition de la chromatine sur les chromosomes est moins nette et sujette à des variations.

Cette chromatine apparaît à la prophase, dans le nucléoplasme, sous forme d'un arc chromatique qui devient ensuite massif.

On observe alors deux manières d'être : ou bien cet amas chromatique se sépare simplement en deux masses d'aspect claviforme, ou bien il se différencie en plusieurs bâtonnets qui subissent une division transversale, avant d'accompagner dans leur éloignement les corpuscules polaires.

L'aspect du noyau à l'anaphase est exactement semblable chez les *Bodo* à celui du même stade chez l'*Amœba limax*.

Wahlkamp a d'ailleurs signalé ce fait intéressant que la division chez la forme d'*Amœba limax* qu'il a étudiée pré-

sente deux manières d'être : la chromatine reste massive ou se différencie en bâtonnets analogues à ceux que nous avons trouvés dans le genre *Bodo*.

Nous avons conclu de ces diverses observations que les Flagellés de la série des *Bodo* ont leur point de contact avec les Amibes du type *limax*.

c) D'autres Amibes, comme l'*Amœba Gleichenii*, ont acquis la téléomitose ordinaire. Nous en avons donné une description complète en étudiant cette espèce.

Ici, la substance du nucléole disparaît complètement au cours de la mitose ; il existe un spirème qui se fragmente en un nombre fixe de chromosomes ; le fuseau est normal, sans corpuscules polaires ni centrosomes ; le stade de la plaque équatoriale est très net ; les chromosomes se séparent en deux groupes qui forment deux plaques chromatiques égales ; ces deux plaques, en s'éloignant, restent parallèles ; il en résulte un stade tonnelet caractéristique.

Les divers aspects de l'anaphase reproduisent en sens inverse ceux de la prophase, comme dans la mitose des organismes supérieurs ; les chromosomes s'unissent en un spirème qui devient indistinct dans le nucléoplasme, et la substance nucléolaire apparaît pour donner le nouveau nucléole.

C'est ce même mode de division que nous avons étudié autrefois chez les Chlamydomonadinées et le *Polytoma uvella*.

Nous l'avons retrouvé chez l'*Amœba Chattoni*, l'*Amœba paradoxa*, le *Cochliopodium bilimbosum*, les *Cercomonas*, les *Monas*, les *Anthophysa*, etc.

Il semble que l'on soit autorisé à penser qu'à côté de la série évolutive des Flagellés, qui se rattachent, comme les *Bodo*, au type de l'*Amœba limax*, il en existe une autre qui a son point de départ avec les Amibes du type *A. Gleichenii* ; cette dernière conduit, par les *Monas*, au *Polytoma uvella* et aux Chlamydomonadinées. De là, cette série se continue,

avec le même mode de division, du côté des Métaphytes et des Métazoaires.

On aurait ainsi un ensemble de faits concordants qui justifient la parenté des organismes supérieurs avec les Flagellés analogues au *Polytoma uvella*.

Dans notre théorie de la sexualité, en effet, nous avons suivi, à partir de cette dernière espèce, l'évolution de la reproduction sexuelle et montré son importance dans le cycle du développement des végétaux et des animaux.

Il y aurait une concordance que l'on pourra chercher à rendre plus précise, entre l'existence d'une téléomitose normale et celle de la fécondation ordinaire.

En d'autres termes, la téléomitose, qui assure la répartition mathématique de la chromatine des chromomères et des chromosomes aux nouveaux noyaux, aurait été nécessaire à l'évolution normale de la sexualité.

Les groupes en cul-de-sac, comme celui des Eugléniens, semblent se rattacher par leur mode de division nucléaire à des Amibes ne possédant que l'amitose, ou tout au moins une karyokinèse très imparfaite, à caractère variable, comme celle de l'*Amœba limax* ou des *Bodo*.

C'est également au type de l'*Amœba limax* qu'il faut rattacher la karyokinèse des Arcelles dont nous avons donné une description très complète.

Il est difficile de se prononcer actuellement sur l'importance en systématique des phénomènes nucléaires si intéressants que nous avons décrits dans le *Chilomonas Paramœcium* ; il s'agit évidemment d'une *téléomitose* possédant des caractères particuliers ; une conclusion serait prématurée en ce moment.

On conçoit qu'après avoir consacré plusieurs années à l'étude du noyau chez les organismes inférieurs, sans avoir jamais rencontré un cas de génération spontanée de cet élément, il nous soit difficile d'acquiescer aux vues de ceux qui attribuent au noyau des Protozoaires de multiples

transformations, en contradiction avec ce que nous savons du noyau des Métazoaires et des Métaphytes.

De ces transformations, nous n'avons jamais aperçu aucune trace, alors que nos observations mettaient au contraire en évidence la similitude d'organisation du noyau chez tous les êtres vivants, et l'analogie presque complète des phénomènes de division à tous les degrés du règne animal et du règne végétal.

Aussi croyons-nous devoir mettre en garde contre les tendances qui, même exprimées sous la forme dubitative, sont de nature à modifier la manière de voir précédente.

Après avoir étudié les chromidies chez plusieurs espèces d'Amibes, leur mode de formation et leur disparition, il nous sera sans doute permis de considérer comme inexactes des conclusions analogues à celles-ci : « Der Vorgang — il s'agit de la naissance des chromidies — beginnt damit, dass des Caryosom an die Kermmembran rückt und (eventuel durch heteropole Teilung ähnlich wie bei der oben abgebildeten Kernknospung) chromatisches Material an das Plasma abgibt. » Et plus loin : « Vielleicht entstehen die ersten sog. Chromidialkorper ausschliesslich durch derartige Caryosomteilung, so dass es sich in Wirklichkeit um gar keine echte Chromidienbildung, soudern um die ein oder mehrmalige Abschnürung totipotenter kleiner Kerne handelt (1). »

Caullery, analysant un autre travail du même savant, s'exprime en des termes qui montrent combien l'indécision est grande en ce moment parmi les histologistes et les zoologistes au sujet de ces tendances (2) : « L'étude des Protozoaires a fait connaître depuis quinze ans des types de division nucléaire tout à fait distincts de ce que nous four-

(1) Hartmann : *Untersuchungen über parasitische Amöben* (Arch. f. Protist., Bd. XVIII, 1909, p. 215).

(2) Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 7e série, t. XLIV, 1910, p. 24 de la Bibliographie.

nissaient les Métazoaires, en particulier la division multiple du noyau, signalée pour la première fois par Schaudinn chez *Calcituba* et retrouvée depuis sous des formes très variées, par beaucoup d'auteurs, chez de nombreux Protozoaires. D'autre part, il a été décrit, sous le nom de chromidies, des granulations chromatiques, dans le cytoplasme cellulaire, granulations d'origine nucléaire, et qui, dans certains cas (trophochromidies), ne joueraient qu'un rôle végétatif (mal précisé encore), dans d'autres cas (Foraminifères, *Entamœba histolyca,* Radiolaires) seraient l'origine des noyaux d'éléments reproducteurs (spore ou gamètes) : ces dernières chromidies ont été appelées généralement sporéties. Hartmann essaie de réduire tous les faits de ces divers ordres assez bien établis à une même conception synthétique : à savoir que tous pourraient se ramener à une multiplication du karyosome du noyau primitif ; celui-ci serait donc un noyau complexe, ayant la valeur d'une somme de noyaux, ou une polyénergide, pour reprendre une expression de Sachs. Il y aurait donc lieu de reprendre, avec cette notion directrice, l'étude des divers cas de division nucléaire multiple ou de formation de chromidies ; l'idée est séduisante, parce qu'elle ramène finalement à la division nucléaire (sous la forme de mitose primitive, si répandue chez les Protozoaires) des faits très disparates et très paradoxaux, comme la constitution directe de noyauxau sein duc ytoplasma, conception à laquelle menaient les faits groupés sous le nom de chromidies ; elle est donc importante pour la biologie générale et la notion de la cellule. »

Pour dire toute notre pensée, *la notion d'un noyau complexe, ayant la valeur d'une somme de noyaux « polyenergide Kerne », est aussi inexacte que la plupart des observations sur la division multiple de l'élément nucléaire, dans la forme où on les a présentées.*

On pourrait avoir des doutes sérieux sur l'existence même

de ce mode de division qui a été signalé par Schaudinn chez les *Calcituba*.

Prenons, en effet, le récent travail de Winter sur les *Pere-noplis* : cet auteur voudrait confirmer les résultats de Schaudinn ; mais on s'aperçoit bien à sa description qu'il n'a rien trouvé de démonstratif (1) : « Bei heranreifendenden Agamonten runden sich zu Zeiten der Ruhe auch in den Centralkammern die Kerne mehr ab und zeigen den Werdegang der multiplen Kernvermehrung in primitiver Form (vgl. auch Taf. II, fig. 16). » Nous avons vainement consulté cette fig. 16, sans y trouver trace d'une division multiple des noyaux ; peut-être existe-t-il des fragmentations analogues à celles que l'on trouve dans les cellules âgées de *Chara*, et encore la chose manque de preuves.

Les Radiolaires ne fournissent pas d'arguments plus convaincants en faveur de l'existence d'une division multiple des noyaux. En consultant le récent travail de Moroff et Stiasny sur l'*Acanthometron pellucidum*, on voit qu'au moment de la formation des zoospores, les noyaux se divisent rapidement par amitose. « Es macht den Eindruch, als ob diese Kerne auf einmal in drei oder vier Stucke zerfallen konnten (2). » Mais il est trop évident que ce n'est pas sur une simple impression qu'on peut admettre une exception de cette nature.

La division multiple du noyau décrite par Jollos chez l'*Adelea ovata* nous semble aussi problématique (3).

Il ressort suffisamment de ce qui précède que nous sommes nettement opposé aux conceptions nouvelles sur le noyau des Protozoaires, bien qu'elles aient pour partisans

(1) F.-W. Winter : *Zur Kenntnis der Thalamophoren* (Archiv. f. Protist., Bd. X, 1907, p. 95-96).

(2) Moroff und Stiasny : *Uber Bau und Entw. von Acanthometron pellucidum* (Archiv. f. Protist., Bd. XVI, 1909, p. 226).

(3) Jollos : *Multiple Teilung und Reduktion bei Adelea ovata* (Arch. f. Protist., Bd. XV, 1909, p. 249).

des savants éminents suivis par de nombreux disciples.

Le noyau, selon nous, a peut-être une origine aussi ancienne que l'élément cellulaire lui-même, et si l'on admet que toutes les cellules proviennent d'une cellule primitive, il nous paraît vraisemblable que tous les noyaux dérivent aussi du noyau primitif.

Cette manière de voir conduit à étudier et à suivre l'évolution du noyau dans ses rapports avec l'évolution même de la cellule : on se rend compte ainsi de la similitude des phénomènes de mitose chez une Amibe et chez un Métazoaire.

Il est évident que ces idées ne sont pas compatibles avec le *mode de formation des noyaux aux dépens d'un chromidium.* Nos observations ont montré que cette théorie était certainement fausse en ce qui concerne les exemples qui ont servi de base à cette théorie, c'est-à-dire les Arcelles et les Amibes ; il n'est pas douteux qu'en étudiant les Foraminifères avec plus de soin, on arrive aux mêmes conclusions.

Si nous n'admettons pas la génération spontanée des noyaux, nous n'admettons pas davantage la production des chromidies par une *sorte de bourgeonnement du noyau au sens d'Hartmann.* Les chromidies ne sont pour nous qu'un simple dépôt de chromatine, le plus souvent transitoire, qui se fait dans le protoplasma ; ces chromidies n'ont pas d'individualité; nous ne croyons pas que la chromatine sorte du noyau à l'état figuré en brisant la membrane nucléaire, sauf le cas de dégénérescence ; ce mode de formation, s'il existe, ne doit être qu'une exception.

Nous faisons, d'autre part, les plus extrêmes réserves en ce qui concerne l'*existence d'une division multiple du noyau chez les Protozoaires* : on devra reprendre, avec de nouvelles idées directrices, l'étude histologique des Foraminifères et des Radiolaires.

Si, comme nous le pensons, le noyau a une véritable individualité qui se transmet à travers toutes les générations, depuis le noyau souche ancestral, il est nécessaire de reje-

ter l'emploi d'une terminologie peu en rapport avec ce caractère du noyau.

Aussi avons-nous évité avec soin de désigner le corpuscule chromatique central du noyau sous le nom de caryosome, bien que cette expression soit d'usage courant en Allemagne, et qu'elle commence à être employée fréquemment en France.

L'emploi du terme caryosome semble impliquer toute une théorie de l'élément nucléaire à laquelle nous ne saurions souscrire, et qui se trouve développée par Hartmann et Prowazek (1).

Ainsi le caryosome, d'après ces auteurs, est un second noyau qui se trouve logé à l'intérieur du premier : le noyau double ainsi constitué est un amphicaryon ; le caryosome peut en sortir pour donner un blépharoplaste ; ce blépharoplaste, chez les Trypanosomes, possède des chromosomes, et il se divise lui-même selon le mode indirect.

Il y aurait chez les nombreux Protozoaires qui possèdent un caryosome deux noyaux emboîtés l'un dans l'autre et constituant un amphicaryon : ce que nous appelons nucléole doit être considéré comme un second noyau, se divisant de façon indépendante, possédant parfois une membrane et un corpuscule central ou centriole ; ce caryosome est le noyau cinétique des Protozoaires ; il est comparable au centrosome des Métazoaires.

Nous sommes un adversaire convaincu de la théorie du noyau double chez les Protozoaires ; nos observations ne permettent pas d'attribuer au nucléole, désigné sous le nom de caryosome, les propriétés qu'on lui attribue.

Le nucléole des Protozoaires a la même valeur que celui qui existe dans le noyau des Champignons. Prenons la division indirecte de l'*Amœba Gleichenii* par exemple : le nucléole

(1) Hartmann et Prowazek : *Blepharoplast, Caryosom und Centrosom* (Arch. f. Protistenkunde, Bd. X, 1907, p. 306).

se dissout complètement pendant la mitose pour apparaître de nouveau à l'anaphase ; dans l'*Amœba limax*, au contraire, le nucléole, après avoir donné une partie de sa chromatine, conserve sa forme générale et se divise en deux.

Dans la théorie précédente, on serait conduit à dire que le noyau de l'*Amœba Gleichenii* est un noyau simple, alors que le noyau de l'*Amœba limax* serait un noyau double, un amphicaryon ; la conclusion serait évidemment absurde. Et comme les cas où le nucléole se dissout complètement pendant la mitose sont fort nombreux chez les Protozoaires, chez les Protophytes, Chlamydomonadinées, Volvocinées, Algues diverses, etc., il ne faut pas songer à assimiler le nucléole à un élément ayant toutes les propriétés d'un second noyau logé à l'intérieur du premier : *il est donc nécessaire à notre avis de rejeter l'expression de caryosome, qui implique une erreur d'interprétation.*

Comparons maintenant la division du noyau de l'*Amœba limax* à la mitose des noyaux chez les Arcelles : il est impossible de ne pas être frappé par la ressemblance presque absolue des divers stades ; or, tandis que le nucléole de l'*Amœba limax* se divise en deux pour former les calottes polaires, celui du noyau des Arcelles se comporte différemment ; la substance nucléolaire se dissout, se répand dans le nucléoplasme pour s'accumuler ensuite aux deux pôles : ce nucléole des Arcelles n'a pas, incontestablement, les propriétés d'un second noyau, et cependant l'assimilation avec le prétendu caryosome de l'*Amœba limax* s'impose.

Il ne suffit pas de faire la critique d'une théorie, il faut encore prendre position et essayer de concilier les faits d'observation avec l'opinion d'un élément nucléaire unique, n'ayant évolué que dans des limites restreintes.

Le noyau comprend, nous l'avons dit, une membrane nucléaire, du nucléoplasme, un ou plusieurs nucléoles.

Dans le cas où le spirème, avec ses chromospires ou ses chromosomes, est contenu dans le nucléoplasme, les diverses

manières d'être du nucléole au moment de la division s'expliquent facilement.

Ce nucléole abandonne tout ou partie de sa substance au fuseau et aux chromosomes qui deviennent plus chromatiques et s'aperçoivent mieux qu'auparavant.

Fréquemment, c'est tout le nucléole qui disparaît ainsi et, pour nous borner aux Protozoaires, aux Protophytes et aux Champignons, nous pouvons citer l'*Amœba Gleichenii*, de nombreux Flagellés à mitose typique, le *Chilomonas Paramœcium*, le *Polytoma uvella*, les Chlamydomonadinées, les Péronosporées, les Ascomycètes, etc., etc.

Si le nucléole persiste pendant la division, il se divise simplement en deux moitiés qui s'éloignent l'une de l'autre, comme chez les Eugléniens.

La disparition ou la présence du nucléole pendant la division nucléaire est un phénomène comparable, selon nous, à la disparition ou à la présence du pyrénoïde dans la bipartition du chromatophore ; il n'y a pas lieu d'employer un nom différent pour ce corpuscule, selon qu'il est permanent ou d'existence transitoire.

La seule objection vient de ce que chez quelques espèces, le nucléole occupe un volume considérable dans le noyau : il semble alors que ce soit le nucléole qui fournisse les chromosomes ; l'autre partie du nucléole conserve son individualité dans la mitose et se sépare en deux parties (*Amœba limax*) pour donner les calottes polaires.

La difficulté n'est qu'apparente ; en effet, si nous ignorons exactement sous quelle forme les chromosomes se trouvent dans le noyau de l'Amibe à l'état de repos, nous savons du moins que ces chromosomes sont très petits et très probablement achromatiques. Rien n'empêche qu'à cet état ils se trouvent dans le nucléoplasme. La chose paraît même presque certaine, lorsqu'on s'adresse au *Bodo caudatus*, qui présente les mêmes phénomènes : l'amas chromatique qui fournit les chromosomes apparaît dans le nucléoplasme.

S'il en est ainsi, nous rentrons dans le cas précédent où le nucléole, tout en conservant son individualité, abandonne une partie de sa substance chromatique en faveur des chromosomes.

Alors même que les chromosomes seraient parfois réellement inclus dans le nucléole, il n'y aurait pas lieu, selon nous, d'adopter l'expression de caryosome, puisque ces chromosomes n'appartiennent pas à un second noyau ; ils ne font pas double emploi ; le nucléoplasme n'en renferme pas une seconde série.

Les nucléoles de l'*Actinosphærium* renferment, selon R. Hertwig, deux substances, l'une qui est la substance nucléolaire et qui est identique à celle que l'on trouve dans les nucléoles des tissus animaux ; la seconde est la chromatine. Schaudinn distingue également dans le caryosome du *Coccidium Schubergi*, à côté de la chromatine, une substance peu colorable et qu'il identifie avec la plastine. Le nucléole de l'*Amœba limax* et celui du *Bodo caudatus* contiennent aussi deux substances différentes par leur réaction vis-à-vis des colorations doubles au picro-carmin et à l'hématoxyline ; dans les calottes polaires, alors que le nucléole a abandonné sa chromatine aux chromosomes, la teinte est peu accentuée et se rapproche du rose.

Nous manquons de données générales sur la composition exacte du nucléole et sur le rôle des diverses substances qu'il peut renfermer.

Par ses relations avec l'appareil locomoteur, le noyau se présente comme un réservoir de kinoplasme, et il est probable que ce kinoplasme s'accumule dans le nucléole avant de trouver son emploi dans les mitoses ou ailleurs ; de là est venue cette idée de considérer le nucléole comme un noyau cinétique.

De ce que la cellule renferme du kinoplasme et du trophoplasme au sens de Strasburger, il ne s'ensuit pas que la cellule soit double : *on peut dire exactement la même chose en ce qui concerne les noyaux.*

C) *La sexualité générale.*

La théorie de la génération spontanée des noyaux ébranlait non seulement les principes les mieux établis de l'histologie cellulaire, mais elle bouleversait encore toutes les notions si péniblement acquises au sujet de la sexualité.

La production de noyaux par les chromidies rendait, en effet, assez vraisemblable l'existence dans les cellules de deux sortes de chromatine, correspondantes à deux sortes de noyaux ; l'une servant aux échanges cellulaires, n'ayant que des fonctions végétatives, représentait le *macronucleus* des Infusoires et les somatochromidies analogues à celles de l'*Actinosphærium* ; l'autre était une chromatine sexuelle renfermée dans les gamétochromidies et dans les noyaux sexuels, et elle correspondait au micronucleus des Infusoires.

Le dualisme des noyaux de la cellule des Protozoaires était une idée chère à Schaudinn, qui l'avait exprimée dès l'année 1903 : les différents mémoires publiés depuis sur les chromidies des organismes inférieurs semblaient devoir apporter une confirmation éclatante à cette théorie, et Richard Goldschmidt n'hésitait pas à vouloir l'étendre à la cellule des Métazoaires (1).

On va essayer de trouver dans ce dualisme des noyaux une explication de la sexualité générale : Schaudinn, en 1905, utilisant les nouveaux résultats qu'il avait obtenus dans ses recherches sur les organismes inférieurs, pose les fondements de sa théorie (2).

Déjà Butschli, de 1887 à 1889, avait émis quelques idées qui se rapprochent, jusqu'à un certain point, de celles de Schaudinn, dans l'explication des phénomènes sexuels (3).

(1) R. Goldschmit : *Loc. cit.*, p. 143.

(2) Schaudinn : *Die Befruchtung der Protozoen* (Verh. deutsch. zool. Ges., 1905).

(3 Butschli : *Protozoa, III. Ciliata* (Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs).

Ainsi Butschli admet qu'un noyau qui se divise ne donne jamais deux noyaux exactement comparables ; à la suite des bipartitions, l'inégalité s'accentue, et les dernières générations sont constituées par des noyaux très différents. L'inégalité des noyaux consiste surtout en une proportion variable pour chacun d'eux de chromatine et de plastine ; il y a des individus ou des cellules dont les noyaux sont riches en chromatine, alors que chez d'autres la plastine domine. La fusion de ces noyaux différents rétablit l'équilibre normal.

Cette différence dans les noyaux aurait aussi comme conséquence des différences sexuelles ; la prédominance de l'achromatine serait un excitant de la division, et aurait pour conséquence la production d'individus mâles, alors que celle de la chromatine entraînerait la formation de réserves : d'où le caractère femelle des cellules.

Schaudinn, lui, prend comme point de départ ses recherches sur les Trypanosomes, et en particulier sur l'*Hæmoproteus noctuæ*. Il admet que cet organisme possède deux noyaux : un noyau locomoteur, constitué par le blépharoplaste, et un noyau principal qui remplit les fonctions trophiques ou végétatives ; il existe dans cette espèce des formes indifférentes, des formes mâles et des formes femelles ; les formes indifférentes en se multipliant, peuvent reproduire les trois sortes d'individus. Il en est de même des formes femelles ou « macrogamétocytes », après qu'elles se sont fécondées elles-mêmes par un procédé tout spécial de parthénogamie ; les formes femelles sont caractérisées par la prédominance du noyau végétatif ; les formes mâles par la prédominance du blépharoplaste ou noyau locomoteur. La reproduction sexuelle est une oogamie typique par la fusion des noyaux de type extrême ; la différence nucléaire se trouve effacée : c'est en cela que consiste, d'après Schaudinn, la signification de la fécondation (1).

(1) Consulter Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. f. Protistenk., Bd. XIV, 1909, p. 323).

Il existe une grande ressemblance, ainsi que le constate Hartmann, entre la théorie de Butschli et celle de Schaudinn. D'après ces hypothèses, chaque cellule, en principe, est hermaphrodite ; par prédominance d'une substance ou de l'élément qui la représente, elle prend les caractères mâle ou femelle. La distinction en éléments mâles et éléments femelles n'est cependant que relative, puisque le caractère hermaphrodite n'est jamais complètement effacé : ainsi s'expliquerait par ce dernier point l'existence de la parthénogamie et de la parthénogénèse.

Cette théorie, suivant Hartmann, est la seule qui puisse expliquer d'une manière satisfaisante la fécondation, et la seule qui ne soit pas en contradiction avec les recherches récentes sur la sexualité.

Hartmann cherche les preuves de l'exactitude de cette théorie : 1° dans le dualisme des noyaux chez les Protozoaires, et par extension chez les Métazoaires ; 2° dans le dualisme des éléments reproducteurs et l'existence de formes indifférentes.

En ce qui concerne le premier point, il me paraît impossible, malgré l'effort considérable qui a été fait en ce sens, d'admettre que la cellule des Protozoaires puisse être considérée comme une cellule binucléée : nous en avons déjà dit ailleurs les raisons.

Hartmann lui-même, en réservant le nom de *Binucleata* aux Trypanosomes et aux Haemosporidies dans son système des Protozoaires, reconnaît implicitement le fait.

On sait déjà que le point de départ de ce mouvement en faveur du double noyau des Protozoaires se trouve dans les premières recherches de Schaudinn sur les Trypanosomes : chez ces êtres, la cellule contiendrait un noyau locomoteur représenté par le blépharoplaste et un noyau ordinaire.

Nous sommes absolument persuadé, bien que n'ayant fait aucune recherche personnelle sur les Trypanosomes et les

Haemosporidies, que les différents auteurs qui ont admis le dualisme du noyau de ces êtres se sont trompés ; quand ils ont cru, comme Rosenbusch (1), voir le noyau locomoteur se diviser par mitose, ils se trouvaient sans doute, soit en face d'un second noyau normal, comme il en existe chez les Diplozoaires, soit plutôt d'un second noyau analogue à celui qui persiste chez certains Flagellés, comme les *Anthophysa* et les *Monas*. Ce second noyau, ainsi que le démontrent nos observations, est utilisé dans les phénomènes d'autogamie, mais il n'a rien à voir avec le blépharoplaste.

Malheureusement, cette erreur relative à la structure des Trypanosomes a eu des suites graves : c'est ainsi que, pour arriver à établir le dualisme des noyaux dans la cellule, Prowazek et Hartmann n'ont pas hésité à considérer comme homologues le blépharoplaste des Trypanosomes, le caryosome ou nucléole de certains Protozoaires et le centrosome des Métazoaires.

Il y a là, nous n'hésitons pas à l'affirmer, une confusion des plus regrettables.

Le centrosome se trouve ainsi élevé à la dignité d'élément nucléaire qu'il usurpe incontestablement ; la cellule possède deux noyaux qui sont représentés par le noyau ordinaire, auquel on adjoint, selon les circonstances, tantôt le blépharoplaste, tantôt le nucléole, tantôt enfin le centrosome.

Dans ces conditions, ce n'est plus seulement sept ou huit genres qu'il faudrait réunir sous le nom de *Binucleata*, c'est l'ensemble des êtres vivants, plantes et animaux.

Hartmann, à notre avis, ne tient pas compte suffisamment des faits les mieux établis en ce qui concerne la sexualité lorsqu'il écrit : « Die Doppelkernigkeit, resp. der Dualismus des einheitlichen Kernes in lokomotorischen (mannlichen) und trophischen (weiblichen) Kermanteil, die Grundlage

(1) Rosenbusch : *Trypanosomen Studien* (Arch. f. Protistenk., Bd. XV, 1909, p. 264).

der Schaudinn'schen Auffassung scheint hiermit wohl fundiert (1). »

Si nous prenons les Chlamydomonadinées, par exemple, où aucune erreur à cet égard ne peut être faite, on voit que chaque gamète ne contient qu'un noyau ; il ne viendra à l'idée de personne d'assimiler le blépharoplaste à un second noyau (2).

On pourrait multiplier les exemples de ce genre, en s'adressant soit aux groupes des Algues, soit au groupe des Champignons, sans parler des Phanérogames, où il ne saurait être question pour la cellule d'un dualisme des noyaux, puisqu'il n'existe même pas de centrosome.

Nous sommes assez surpris de voir qu'on cherche à trouver une confirmation des idées de Schaudinn dans la fécondation des Métazoaires au sens de Boveri.

Voici comment Hartmann s'exprime à ce sujet : « Dadurch, kann aber die Schaudinn'sche Auffassung der Sexualitat und Befruchtung ohne weiteres auf die Metazoenbefruchtung ausgedehnt werden. Bei Metazoen ist die Differenzierung am weitesten getrieben, indem beim Ei das Centrosom (lokomotorischer mannlicher Kern) ganz ruckgebildet oder latent ist und bei der Befruchtung nur das stark entwickelte Spermacentrosom in Funktion tritt (Boveri). Die Boveri (1902) Auffassung der Befruchtung resp. Entwicklungserregung des Metazoeneies, wonach dieselbe durch das vom Spermatozoon eingefuhrte active Spermacentrosom ausgelost wird, steht somit nach der von uns durchgeführten Homologisierung von Centrosom und Blepharoplast resp. Caryosom mit der Schaudinn'schen Auffassung in volkommener Ubereinstimmung. Die mit der sexuellen Differenzierung Hand in Hand gehende Ruckbildung des Centrosoms und die starke Ausbildung des trophischen Kerns im Ei, sowie das

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 326.

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (le Botaniste, 6e série).

umgekehrte Verhalten in der Spermazelle, hinge demnach doch schon mit dem eigentlichen Wesen der Befruchtung zusammen (1). »

Nous ferons simplement remarquer que le rôle du centrosome, dans la fécondation des Métazoaires, au sens de Boveri, est fort contesté, et qu'il est mis en défaut par de nombreuses observations.

De l'ensemble des observations les plus sérieuses sur la structure de la cellule, soit chez les Protozoaires et les Protophytes, soit chez les Métazoaires et les Métaphytes, il résulte que le noyau est une individualité bien caractérisée.

Nous avons montré le peu de valeur des arguments que la théorie des chromidies apporte à l'encontre de cette individualité ; les arguments qui sont fournis en faveur de l'existence d'une seconde individualité nucléaire ne sont pas plus probants, et il serait tout à fait téméraire de vouloir fonder sur une base aussi fragile une théorie de la sexualité.

Schaudinn et les auteurs qui l'ont suivi ne semblent pas avoir eu connaissance de notre théorie de la sexualité. On ne saurait leur en faire de reproche, étant données les difficultés actuelles de la documentation bibliographique.

Comme le mémoire actuel est destiné pour une part aux zoologistes, nous croyons utile de reproduire les grandes lignes de cette théorie, en montrant qu'elle s'adapte parfaitement à toutes les découvertes de ces dernières années sur la reproduction sexuelle des Protozoaires.

THÉORIE DE LA SEXUALITÉ

La méthode que nous avons suivie consiste à ne parler de la reproduction sexuelle chez les êtres supérieurs qu'après avoir assisté à la naissance de cette fonction chez les Proto-

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 326.

phytes et les Protozoaires (1) ; nous avons essayé d'établir ce qu'on pourrait appeler la phylogénie de la sexualité ; c'est le seul moyen, à notre avis, de pouvoir interpréter correctement la signification de ce mode de reproduction et les résultats qu'il a donnés en évolution. On sera surpris de voir combien ce procédé, si simple en apparence et si naturel, apporte de modifications aux idées classiques, et quelle lumière il jette sur les points les plus controversés et les plus obscurs de la génération.

Nous débuterons par quelques notions élémentaires sur la cellule et ses fonctions, sur les organismes inférieurs et leur développement : le lecteur s'apercevra bien vite que ces choses ont un rapport direct avec la sexualité elle-même, et permettent de la comprendre.

I

La cellule est une petite masse de protoplasma vivant, accompagnée d'un noyau ; les organismes inférieurs sont constitués par une seule cellule ; les organismes supérieurs comprennent un très grand nombre de cellules : les Amibes nous fournissent un très bon exemple de cellules isolées constituant chacune un individu.

Dans le protoplasma de l'Amibe (fig. 1) se trouve un corpuscule ordinairement sphérique qui est le *noyau* : ce noyau est *nécessaire* à la vie de la cellule ; sans lui l'Amibe meurt au bout d'un temps variable, mais en général assez court.

On le montre par deux procédés : l'un, désigné sous le nom de *mérotomie*, consiste à sectionner une Amibe ou un autre Protozoaire en plusieurs fragments ; le fragment nucléé continue de vivre ; les autres, dépourvus de noyau, meurent bientôt.

(1) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (le Botaniste, 6e série). — *Programme d'un essai sur la reproduction sexuelle* le (Botaniste, 7e série). — *Etude comparative de la zoospore et du spermatozoïde* (Id.). — *Nutrition ordinaire, nutrition sexuelle et nutrition holophytique* (le Botaniste, 3e série).

Le second procédé consiste à faire manger le noyau de la cellule par un parasite nucléaire ; le protoplasma ainsi énucléé (fig. 1, I) cesse au bout de quelque temps d'assimiler et il se détruit : c'est ce que nous avons appelé la *karyophagie* (1) ou la nucléophagie.



Fig. 1. — *Amœba verrucosa*. — I, Amibe ingérant une Euglène E ; K, parasite nucléophage à protoplasma vacuolaire ayant remplacé le noyau ; V, vacuole ; II, individu dont le noyau N est encore intact ; résidus de la digestion.

Le noyau joue donc dans la cellule un rôle qui, pour n'être pas encore entièrement élucidé, se montre nécessaire à l'exercice de sa vie.

On n'a pas lieu d'en être étonné quand on constate avec quel luxe de précautions le noyau répartit sa substance entre les deux moitiés, au moment de sa division.

Ce noyau renferme à son intérieur un cordon chromatique enroulé sur lui-même : c'est le spirème ; ce cordon est formé par une quantité considérable de petits disques chromatiques qui sont les chromomères. Quand le noyau se divise, il subit à la fois une *segmentation* et un *dédoublement*. La segmentation donne naissance à des *chromosomes*, au nombre de deux, quatre, huit ou davantage ; ce nombre est constant pour les cellules d'une espèce déterminée.

Le dédoublement du spirème qui peut précéder ou suivre

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau* (le Botaniste, 4e série).

la segmentation en chromosomes donne évidemment deux moitiés contenant le même nombre de disques chromatiques, c'est-à-dire de chromomères.

Lors de la division de la cellule, chacune de ces moitiés va à l'une des cellules-filles ; celles-ci renferment donc le même nombre de chromomères que la cellule qui leur a donné naissance.

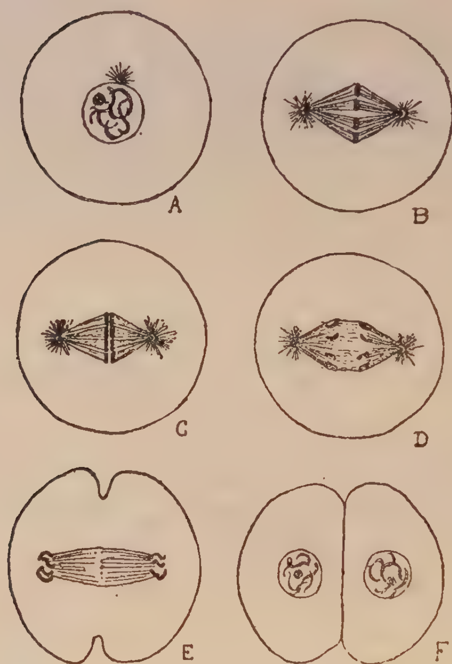


Fig. 2. — Schéma de la division nucléaire dans les cellules d'un organisme supérieur : A, B, C, D, E, F, stades successifs : les disques du cordon chromatique ne sont visibles qu'au stade qui précède A.

Pour que ces éléments, chromomères et chromosomes, se trouvent ainsi distribués également à chaque nouvelle division, il faut évidemment que leur rôle soit d'une grande importance, surtout si l'on considère que, pour arriver à cette distribution égale, la cellule a dû résoudre un problème extrêmement difficile.

En effet, prenons un peloton de fil représentant le spirème du noyau ; il est renfermé dans une cavité étroite qui est la cellule ; ce peloton se dédouble suivant sa longueur, et chaque moitié doit se dégager et se porter à un pôle différent. Quel enchevêtrement inextricable va se produire ?

La nature a résolu la difficulté de la manière suivante : le

fil du peloton se comporte comme un fil de caoutchouc que l'on aurait étiré et qui reprendrait sa longueur primitive ; il se raccourcit énormément et se segmente en *chromosomes* : ces chromosomes, réunis sur un plan, qui est le plan équatorial du fuseau nucléaire, se dédoublent, et chaque moitié va à un pôle différent sans qu'il y ait danger de rencontres fâcheuses : ce mode de division a reçu le nom de karyokinèse ou de mitose ; comme il en existe un autre, nous avons proposé pour celui-ci le nom de téléomitose (1).

La téléomitose est le mode de division ordinaire du noyau chez les êtres vivants, plantes ou animaux ; nous avons vu, dans ce mémoire, qu'on le rencontre aussi chez les amibes, ce qui a une importance considérable, en évolution générale.

Le soin avec lequel la cellule répartit ses chromomères et sa chromatine nucléaire à ses descendants montre que toute théorie de la reproduction sexuelle doit tenir un grand compte du noyau et de la façon dont il se comporte dans la fécondation.

II

L'importance de la fusion des noyaux sexuels n'a pas échappé à la plupart des auteurs qui se sont occupés des questions de fécondation (2).

C'est en 1855, dans un mémoire sur l'*Œdogonium*, que Pringsheim caractérisa l'acte sexuel ; ses conclusions étaient les suivantes :

1° Dans l'acte de la génération, il y a réellement mélange de la substance propre du spermatozoïde avec celle du globule encore nu renfermé dans l'organe femelle.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens*, loc. cit.

(2) Ouvrages généraux à consulter : Wilson : *The Cell in development and inheritance* ; Y. Delage : *La structure du Protoplasma et les Théories sur l'hérédité* ; Henneguy : *Leçons sur la cellule* ; O. Hertwig : *Allgemeine Biologie*, 3e édition, Iéna, 1909.

2° La première cellule du nouvel organisme ou de la nouvelle plante ne préexiste point toute formée dans l'organe femelle ; elle est le résultat de la fécondation.

3° Les spermatozoïdes ne forment point une partie morphologiquement déterminée de la nouvelle cellule, son *nucleus* par exemple ; ils se dissolvent, perdent toute forme appréciable et n'agissent par conséquent que par leur substance propre.

4° Un seul spermatozoïde suffit à l'accomplissement de l'acte sexuel.

Le mémoire de Pringsheim permettait, dès 1855, de dire que la fécondation consiste dans le mélange de deux cellules, l'une mâle, l'autre femelle (1).

On attribue, en général, à Hertwig le mérite d'avoir reconnu en 1875 (2) la fusion qui se produit dans l'œuf entre les deux noyaux des gamètes ; cependant Hermann Fol pouvait écrire en 1877 : « Hertwig n'a pas observé la pénétration du zoosperme dans le vitellus. Il conclut à l'existence de cette pénétration pour divers motifs qui ne me paraissent pas tous également justes. Mais sa conclusion est parfaitement exacte : j'ai observé nombre de fois ce processus qui avait échappé aux recherches d'Hertwig, et je puis en conséquence fournir la preuve directe qui manquait encore, de l'origine de ce qu'il appelle le noyau spermatique (3). »

A partir de ce moment, la fusion des deux noyaux sexuels fut considérée, en général, *comme le phénomène le plus important et le plus caractéristique de la fécondation* : on s'efforça de démontrer son existence dans tous les cas de repro-

(1) Pringsheim : *Ueber die Befruchtung der Algen* (Monatst. der Berl., Akad., 1885).

(2) O. Hertwig : *Beitrag zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies* (Morphol. Jahrb. ; Bd. I, III, IV, 1875, 1877, 1878).

(3) Fol. H. *Sur le commencement de l'hénogénie.* (Arch. sc. phy. et nat., Genève, vol. LXXX, 1877, p. 455-456).

duction sexuelle, soit chez les animaux, soit chez les végétaux ; à cette étude sont plus particulièrement attachés les noms d'Hertwig, de Fol, de Boveri, de Carnoy pour les animaux et ceux de Strasburger et de Guignard en ce qui concerne les végétaux ; nous avons nous-même utilisé ce caractère dans la recherche des phénomènes sexuels chez les Champignons supérieurs.

En 1883, les travaux de Van Beneden (1) marquent une nouvelle phase qui sera fertile en résultats : ce savant établit d'abord que l'inégalité entre les deux éléments sexuels n'est qu'apparente : *le noyau mâle et le noyau femelle possèdent le même nombre de chromosomes* ; les noyaux, provenant du noyau double de fécondation, reçoivent donc une égale quantité de chromatine paternelle et maternelle ; c'est à partir de cette constatation dont l'exactitude fut vérifiée par différents savants, dans un grand nombre d'exemples, que l'on songea à considérer les chromosomes comme les porteurs des qualités héréditaires; cette théorie, formulée presque en même temps par des savants comme Hertwig, Strasburger, Kollitker et Weismann ne pouvait manquer d'être accueillie avec faveur.

Mais Van Beneden avait fait une autre constatation : il avait observé que, dans l'*Ascaris*, le nombre des chromosomes de chaque noyau sexuel est moitié moindre que celui des noyaux végétatifs ; il en conclut que, dans la reproduction sexuelle, les noyaux en présence sont des demi-noyaux : comme conséquence, les gamètes étaient *des éléments incomplets*.

Cette admirable découverte a donné une impulsion extraordinaire aux recherches concernant les phénomènes reproducteurs ; il a fallu essayer de généraliser cette constitution des noyaux sexuels, déterminer le moment où se produit, dans

(1) Van Beneden : *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire* (Archives de biologie, vol. IV, 1883).

la vie de l'être, la réduction du nombre des chromosomes, chercher la façon dont se produit cette réduction chromatique.

La théorie des demi-noyaux ou des gamètes considérés comme éléments incomplets a été la seule invoquée jusque dans ces dernières années pour expliquer l'origine et l'existence de la sexualité ; celle-ci n'avait d'autre raison d'être que de restituer au nouvel organisme sa structure normale, que de rendre au noyau son nombre spécifique de chromosomes : *la fécondation se présentait ainsi comme une conséquence directe et nécessaire de la réduction chromatique.*

En réalité, on reculait la difficulté sans la résoudre, car il aurait été nécessaire de remonter aux causes qui déterminent lors de la formation des gamètes une diminution de moitié dans le nombre des chromosomes : cette théorie ne pouvait d'ailleurs fournir aucune explication plausible de la parthénogenèse.

Toutes ces objections nous avaient frappé profondément lorsque, en 1899, nous constatâmes, au cours de nos recherches sur les Chlamydomonadinées, que le nombre des chromosomes se maintenait constant chez les cellules végétatives et chez les gamètes (1) ; il en résultait, contrairement à l'opinion de Van Beneden, adoptée par la grande majorité des naturalistes, que les *noyaux qui copulent sont des noyaux ordinaires à* n *chromosomes, alors que le noyau sexuel de l'œuf est un noyau double à 2* n *chromosomes.*

Nous pouvions alors expliquer les divers cas qui pouvaient se présenter : *si la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf, tout le développement de l'espèce se fait, comme chez le Chlorogonium, avec le même nombre de chromosomes qui est le nombre primitif : si la réduction chro-*

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées et Théorie de la sexualité* (le Botaniste, VIe série).

matique est retardée, si le noyau double sexuel se transmet dans les cellules qui proviennent de la segmentation de l'œuf, il se produit un état secondaire dû à la sexualité ; l'organisme possède des noyaux doubles : au moment de la réduction chromatique, ce sont ces noyaux qui reviennent à la structure primaire, ancestrale ; les noyaux des gamètes ne sont pas des demi-noyaux ; ce sont des noyaux ordinaires, et le noyau qui provient de leur fusion est un noyau double.

Cette nouvelle conception de la sexualité va permettre de se rendre compte de l'origine de la fonction, de reconnaître les causes qui ont provoqué son apparition, de constater son influence prépondérante dans la détermination des cycles si variés du développement chez les êtres vivants ; les phénomènes de parthénogenèse reçoivent leur explication naturelle et la réduction chromatique s'explique simplement par l'impossibilité d'un doublement des chromosomes à chaque génération.

Pour qu'une autre théorie puisse être opposée à celle-ci, il faudrait qu'elle puisse répondre avec le même succès à toutes ces questions ; ce n'est certainement pas *le cas de la théorie des demi-noyaux ou des gamètes considérés comme éléments incomplets* ; à plus forte raison, croyons-nous devoir écarter la *théorie des gamètes considérés comme des éléments morts*, alors même qu'elle est soutenue par un homme de très grand talent, Le Dantec. La *théorie du dualisme des noyaux*, mise en avant par Schaudinn, soutenue et développée par Hartmann et son école, ne me paraît pas devoir être assurée d'un meilleur avenir, car, ainsi que nous l'avons montré précédemment, elle repose sur une idée inexacte de la structure cellulaire.

III

L'origine de la reproduction sexuelle se rattache aux phénomènes de nutrition ; nous avons longuement développé

cette idée, il y a quelques années (1) ; nous nous bornerons ici à quelques considérations générales.

La cellule se nourrit ; l'Amibe va nous renseigner sur ce que peut être la nutrition dans un organisme inférieur.

Lorsque l'Amibe, en progressant, rencontre une particule alimentaire, granule d'amidon ou algue microscopique, elle relève ses bords en coupe tout autour et finit par l'englober complètement ; l'aliment se trouve contenu dans une sorte de vacuole digestive à l'intérieur de laquelle il subira une digestion ; l'Amibe renferme ainsi un plus ou moins grand nombre de ces vacuoles. Le résidu de la digestion sera expulsé au dehors, procédé qui reproduit en sens inverse les diverses phases de l'ingestion.

Par la *nutrition*, l'Amibe non seulement répare l'usure du protoplasma résultant de l'exercice des fonctions vitales, mais elle augmente du même coup sa masse ; cette augmentation a pour effet une multiplication de la cellule : *l'être va se reproduire.*

La nécessité de la reproduction est tirée de ce fait que la nutrition devient de plus en plus difficile à mesure que le volume augmente (2) ; on observe alors une bipartition du corps accompagnée généralement d'une division du noyau.

L'origine première et lointaine de la *reproduction asexuelle* et de la *reproduction sexuelle* se trouve dans cette *bipartition du corps* de l'Amibe, et cette bipartition elle-même est une *conséquence directe de la nutrition.*

Chez les organismes inférieurs voisins de l'Amibe, nous rencontrons un autre phénomène inverse de la fonction de

(1) P.-A. Dangeard : *Nutrition ordinaire, nutrition sexuelle et nutrition holophytique* (le Botaniste, VIII[e] série, 1902, p. 59).

(2) Spencer a insisté sur ce fait que la surface d'un organisme croît comme le carré de ses dimensions, alors que le volume augmente proportionnellement au cube ; voir l'application que nous en avons faite : L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante (le Botaniste, VI[e] série).

reproduction et comme elle cependant étroitement lié à la nutrition.

Lorsque la nutrition est difficile ou insuffisante, il arrive fréquemment que deux individus ou plusieurs se réunissent en un seul: le fait d'être affamés amène chez eux une attraction réciproque qui provoque leur réunion ; c'est ce qu'on observe chez les Vampyrelles, les Myxomycètes, etc. Lorsqu'une Vampyrelle s'attaque à un autre Protozoaire, les deux protoplasmas n'étant pas complètement identiques, il subsiste, après digestion, un résidu ; si, au contraire, une Vampyrelle en englobe une autre de son espèce, la fusion ne donne lieu à aucun résidu, car les deux protoplasmas sont semblables. Dans les deux cas, il y a une action analogue, provoquée par les mêmes besoins, un phénomène de nutrition : la première avec résidus est une *hétérophagie* ; la seconde est une *autophagie*.

L'autophagie est primitive au même titre que l'hétérophagie ; elle doit même l'avoir précédée si l'hypothèse monogéniste, comme nous le pensons, n'est pas un leurre.

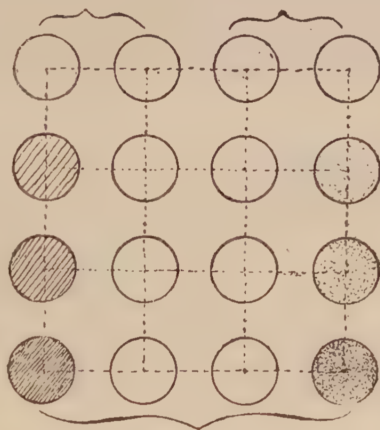


Fig. 3. — Schéma montrant comment l'hétérophagie a pris naissance aux dépens de l'autophagie primitive qui s'effectuait entre cellules semblables et qui s'est continuée entre individus d'une même espèce.

Les premières cellules se ressemblaient sans doute complètement : leur nutrition entre elles était donc une *autophagie*, si l'on fait abstraction de l'assimilation des principes minéraux qui venait compléter comme aujourd'hui la nutrition générale ; mais ces cellules ont évolué en espèces qui différaient de plus en plus les unes des autres;

l'hétérophagie prenait naissance et se développait de plus en plus, ne laissant qu'un rôle tout à fait secondaire à l'*autophagie primitive* (fig. 3).

La Nature va se servir de cette *autophagie primitive* pour réaliser une de ses acquisitions les plus merveilleuses : en la *combinant* avec la fonction de *reproduction*, elle va donner aux plantes et aux animaux le moyen d'évoluer et de varier à volonté leur cycle de développement ; nous allons maintenant essayer de retracer les grandes lignes de cette évolution, qui n'est autre que celle de la sexualité elle-même.

IV

Pour établir celle-ci, nous devons choisir la direction qui nous conduit aux Métaphytes et aux Métazoaires ; or, incontestablement, cette direction est celle qui, partant des Amibes à téléomitose, nous conduit aux Flagellés à simple bipartition comme les *Monas*, et de là aux Flagellés à sporanges, comme le *Polytoma uvella*.

L'apparition du sporange dérive évidemment de la simple bipartition (fig. 4) ; la cellule-mère, au lieu de s'arrêter à la première division, continue à se bipartitionner jusqu'à la deuxième ou troisième division, si bien qu'elle donne naissance à 3, 8, 16 nouvelles cellules.

Cette *simple transformation* change singulièrement les *conditions de la nutrition* ; chez une *Monadinée*, une période de nutrition est intercalée entre chaque bipartition ; dans un *Polytoma*, cette même période doit suffire à la formation non plus de *deux* individus, mais d'un plus grand nombre, deux, quatre, huit ou seize (fig. 4) (1).

(1) Cette condition s'est trouvée parfois réalisée dans des espèces se multipliant par simple bipartition : elles montrent des épidémies de division, c'est-à-dire qu'elles se divisent, sans période de nutrition intercalaire ; le résultat est le même, et on observe alors soit des phénomènes d'autophagie, soit une conjugaison.

L'apparition du sporange dans la reproduction favorise la *multiplication* de l'espèce, mais elle introduit par une sorte de choc en retour une infériorité manifeste en ce qui concerne la fonction de nutrition. En admettant que l'équilibre nutritif soit réalisé avec un sporange à quatre spores (fig. 4, II), il ne le sera plus si une ou deux divisions supplémentaires se produisent (fig. 4, III); les spores, trop nombreuses, n'auront pas reçu de la cellule-mère l'*énergie suffisante* pour continuer le développement.

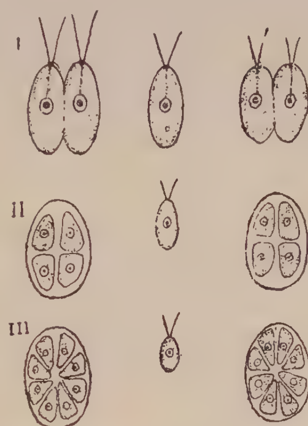


Fig. 4. — La bipartition du corps est remplacée par un sporange donnant des zoospores.

C'est alors qu'intervient avec succès l'*autophagie*; ces spores affamées s'unissent par deux, et en fusionnant leurs noyaux elles neutralisent l'effet de la dernière bipartition et retrouvent leur énergie (fig. 6).

La fonction sexuelle est née avec tous ses caractères essentiels ; *ceux-ci se conserveront maintenant chez toutes les plantes et chez tous les animaux, avec des modifications le plus souvent insignifiantes.*

Le développement d'un organisme comprend, après la naissance de cette fonction, une reproduction asexuelle avec spores ordinaires et une reproduction sexuelle avec *spores affamées* ; celles-ci copulent par deux pour former l'*œuf*; ces spores affamées ont reçu le nom de *gamètes* et le sporange dont elles proviennent est un *gamétange.*

La définition de la sexualité, qui a donné et donne encore lieu à tant de controverses, devient d'une grande simplicité : *la reproduction sexuelle est une reproduction asexuelle suivie d'autophagie.*

Cette définition renferme l'origine même de la fonction ; par la *reproduction asexuelle avec sporanges*, nous remontons à la *simple bipartition du corps* ; par l'*autophagie*, nous nous reportons à une *propriété primitive des protoplasmas.*



Fig. 5. — La sporulation chez le *Polytoma uvella*.

La fusion des noyaux seule représente une acquisition nouvelle, semble-t-il, puisque, dans les plasmodes provenant de l'autophagie primitive, les éléments nucléaires restent indépendants ; nous verrons plus loin l'importance qu'a prise en évolution cette fusion nucléaire d'apparence banale à ses débuts ; cette importance sera d'autant mieux comprise que nous avons vu précédemment le luxe de précautions uti-

lisé dans la téléomitose, afin d'amener dans la division une égale répartition des chromomères et des chromosomes.

L'un des premiers résultats de la sexualité est *d'allonger le cycle du développement de l'espèce.*

Nous désignerons l'individu végétatif qui se transforme en sporange ou le produit, sous le nom de *sporophyte* s'il s'agit d'une plante, de *sporozoïde* s'il s'agit d'un animal.

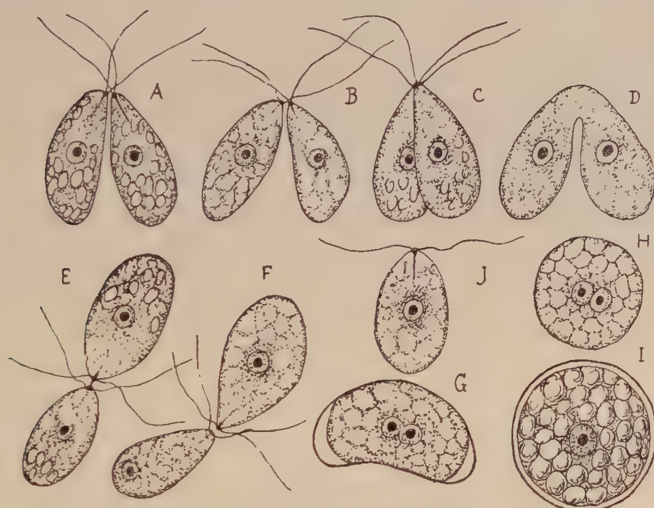


Fig. 6. — La conjugaison des gamètes chez le *Polytoma uvella.*

Nous désignerons l'individu végétatif qui se transforme en gamétange ou le produit, sous le nom de *gamétophyte* s'il s'agit d'une plante, de *gamétozoïde* s'il s'agit d'un animal.

Il y a intérêt à distinguer le sporange qui provient de la germination de l'œuf sous le nom de *sporogone*.

On a alors les deux formules générales suivantes pour le développement d'un être, selon qu'on a affaire à un animal ou à une plante :

1° Sporophyte + Gamétophyte + œuf + Sporogone ;

2° Sporozoïde + Gamétozoïde + œuf + Sporogone.

Nous aurons plusieurs fois l'occasion de revenir sur ces

formules : commençons par les vérifier sur une espèce bien étudiée et bien connue dans sa structure et sa reproduction.

V

Le *Chlorogonium euchlorum* (fig. 7) n'est pas une espèce rare ; il fait partie, avec un certain nombre d'autres genres, de la famille des Chlamydomonadinées.

Le sporophyte A est une cellule allongée en fuseau avec un chloroleucite massif contenant de quatre à dix pyrénoïdes ; à côté du chloroleucite, une partie protoplasmique renferme le noyau ; deux flagellums sont insérés à l'avant sur un petit nodule chromatique ou *blépharoplaste* ; cet organe est lui-même relié au noyau par un filet qui est le *rhizoplaste*.

Ce sporophyte se transforme en un sporange C, qui donne naissance par deux bipartitions successives à *quatre* nouveaux individus qui sont des zoospores ; ces dernières D reproduisent de nouveaux sporophytes jusqu'au moment où la sexualité intervient.

Le gamétophyte E ressemble au sporophyte ; il s'en distingue cependant par le plus grand nombre de pyrénoïdes et par l'abondance de granulations métachromatiques ; quand il se transforme en gamétange, il donne naissance ordinairement à *seize* ou trente-deux gamètes G.

Ces gamètes se fusionnent par deux en donnant des *œufs*, qui germeront en nouveaux sporanges ou *sporogones*, H. I. J.

Nos observations ont montré que le *même nombre de chromosomes* se retrouvait dans les sporophytes et les gamétophytes, dans les zoospores et dans les gamètes.

Nous pouvons maintenant formuler quelques conséquences intéressantes :

1° *Les gamètes sont des éléments complets au même titre que*

les spores; ils ne diffèrent de celles-ci que par un état comparable à la *faim*, par un *manque d'énergie*;

2° Rien ne s'oppose à leur *développement individuel*, si on fournit à ces gamètes cette énergie qui leur manque;

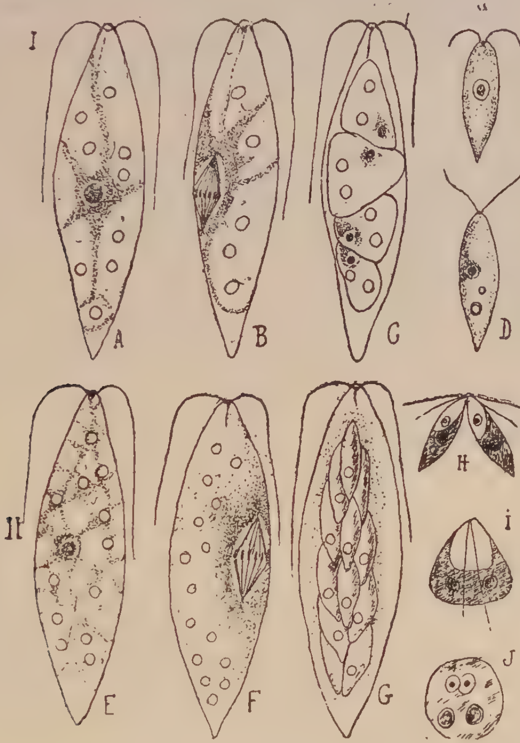


Fig. 7. — Le *Chorogonium euchlorum*. — I. Développement du sporophyte; II. Développement du gamétophyte et formation de l'œuf.

3° *Dans la sexualité ordinaire, cette énergie est donnée par la fusion de deux gamètes en une seule cellule qui est l'œuf*;

4° *Dans la parthénogenèse, cette énergie est fournie par un milieu nutritif approprié, une élévation de température*, etc., *expériences de Klebs*, etc.;

5° *L'origine de la parthénogenèse et sa signification se trouvent ainsi liées à l'origine même de la sexualité ordinaire.*

Nous devons essayer maintenant d'étendre les principes précédents à tous les êtres vivants ; or nous constatons qu'en évoluant l'individu cellulaire est devenu pluricellulaire en acquérant des organes en rapport avec les nécessités de sa nutrition. Chez les plantes en particulier, le sporophyte et le gamétophyte, d'abord presque identiques, ont évolué séparément dans chaque espèce, de telle façon qu'ils ont pris souvent dans une même espèce des caractères et des habitudes très différents.

En résumé, le sporophyte unicellulaire au début (fig. 7) est devenu un individu pluricellulaire (fig. 8 S) ; il en a été de même du gamétophyte (fig. 8 G) ; chacun de *ces stades a emmagasiné séparément les effets de l'adaptation, si bien qu'ils peuvent différer beaucoup comme forme et comme propriétés dans une même espèce.*

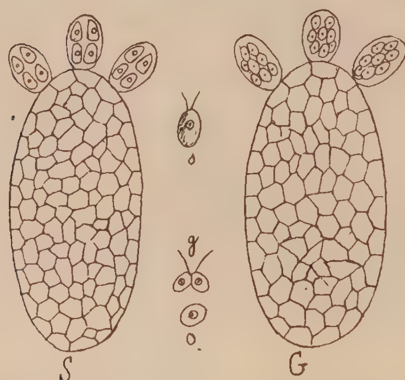


Fig. 8. — Schéma du développement d'un organisme pluricellulaire avec son sporophyte S, son gamétophyte G et la formation de l'œuf.

Les sporanges et les gamétanges ont subi également des perfectionnements ; mais on y retrouve toujours les caractères de la sporulation ; et la fécondation consiste partout et toujours dans l'union de deux gamètes avec fusion des noyaux.

Des modifications d'importance inégale ont parfois transformé plus ou moins la physionomie de ce schéma général : tout d'abord nous allons étudier ce qu'on appelle *hétérogamie*, en nous efforçant d'en dégager la cause.

VI

Dans la reproduction sexuelle, on dit qu'il y a *isogamie*, lorsque les gamètes qui copulent sont de même grosseur et de même forme : si les gamètes sont différents, nous avons affaire à l'*hétérogamie* : on distingue, en ce cas, un gamète mâle, qui porte le nom d'*anthérozoïde* chez les plantes, de *spermatozoïde* chez les animaux, et un gamète femelle, qui est l'*oosphère*.

Il est facile de comprendre comment l'inégalité entre gamètes a pu se produire : prenons deux gamétanges unicellulaires comme ceux du *Chlorogonium* ou du *Polytoma* : dans l'un la division s'arrête au stade 8, alors que dans le second elle continue jusqu'au stade 16 ou 32 (fig. 9). Si la copulation se fait entre gamètes d'un même sporange, l'œuf est formé par *isogamie* ; mais si elle se produit entre les gamètes des deux sporanges différents, nous aurons l'*hétérogamie*; l'un des gamètes sera *deux* ou *quatre* fois plus gros que l'autre (fig. 9, I).

On voit par cet exemple comment l'*hétérogamie* a pris naissance *en même temps* que l'*isogamie ;* nous pouvons même affirmer que les deux cas se rencontraient souvent mélangés dans *une même espèce ;* les notions que nous possédons sur la famille des Chlamydomonadinées justifient pleinement cette manière de voir.

L'hétérogamie présentait, comme nous le savons (1), des avantages pour l'espèce ; aussi le phénomène n'a fait que s'accentuer, et de très bonne heure, puisque la chose existe déjà chez les Volvocinées, l'un des gamétanges a exagéré le nombre de ses divisions, alors que l'autre les réduisait au

(1) L'oosphère grosse immobile accumule des réserves nécessaires à la germination de l'œuf et à la croissance du jeune embryon ; le spermatozoïde avec son noyau n'a qu'un minimum de protoplasma et peut se déplacer rapidement à la recherche de l'oosphère.

minimum et même parfois fournissait directement le gamète femelle. Pour expliquer cette spécialisation, on peut faire intervenir la sélection naturelle qui aurait supprimé tous les gamétanges intermédiaires.

Avec les individus unicellulaires on se trouve en présence dans l'hétérogamie de trois cellules végétatives ayant un rôle différent :



Fig. 9. — Schéma du développement du sporophyte, du gamétophyte mâle et du gamétophyte femelle unicellulaires en appareils pluricellulaires.

1° Un sporophyte S, qui fournit les spores ordinaires ;

2° Un gamétophyte mâle G. M., qui fournit les anthérozoïdes ;

3° Un gamétophyte femelle G. F., qui donne les oosphères.

Or il s'est produit, pour le gamétophyte mâle et pour le gamétophyte femelle, le phénomène que nous avons constaté déjà à propos du sporophyte et du gamétophyte isogame.

L'évolution a agi séparément sur chacun d'eux lorsqu'ils sont devenus pluricellulaires (fig. 9, II,) de sorte qu'on a eu des individus mâles G. M. et des individus femelles G. F.,

qui sont venus s'ajouter aux individus asexuels *S* ; ils peuvent différer plus ou moins selon les conditions de milieu qui ont agi sur eux ; mais les tendances qu'ils ont ainsi emmagasinées, les formes qu'ils ont prises, restent la propriété de chacun d'eux, bien qu'ils fassent partie du cycle d'une même espèce. L'indépendance est telle que l'un des individus peut, dans la lignée phylogénétique, subir une dégénérescence progressive alors que les autres manifestent un perfectionnement continu de l'organisation. Si nous en voulons la preuve, nous n'avons qu'à nous reporter plus loin au cycle des Fougères et des Phanérogames Bien entendu, la sélection naturelle a dû agir encore ici pour que la conformation des gamétophytes puisse répondre à leur fonction.

Telle est l'origine, selon nous, des mâles et des femelles : de temps en temps, les caractères *séparés* de chacun de ces individus *se mélangent*, et alors on obtient des sporogamétophytes et des gamétophytes hermaphrodites. Tout ceci s'applique aussi bien aux animaux qu'aux plantes.

Les Champignons ont modifié leur reproduction sexuelle en réalisant *l'union des gamétanges :* nous avons suivi cette évolution ailleurs dans tous ses détails (1).

VII

Pendant que l'hétérogamie se produisait très vraisemblablement de la façon que nous venons d'indiquer, aux dépens de l'isogamie, des changements internes accompagnaient nécessairement les modifications purement morphologiques.

Ainsi un gamète qui est formé à la seconde bipartition dans un gamétange conserve une plus grande proportion de trophoplasme que celui qui n'est différencié qu'à la huitième bipartition par exemple.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (le Botaniste, séries IX et X).

Ce sont ces modifications secondaires de constitution interne, résultant de l'hétérogamie, qui ont donné naissance à un certain nombre de théories relatives à la fécondation ; on est arrivé à considérer les gamètes comme des éléments incomplets.

Dans la théorie de Van Beneden, chaque gamète est une cellule incomplète, parce qu'elle ne possède que $\frac{n}{2}$ chromosomes : on ne se préoccupe pas de la nature du protoplasma ou des éléments qui l'accompagnent.

Ici, au contraire, il s'agit d'une inégale répartition, soit des centrosomes, soit du trophoplasme et du kinoplasme.

On a souvent considéré comme une explication de la sexualité la théorie que Boveri, à la suite de ses recherches sur l'*Ascaris*, formulait en 1887, de la manière suivante (1) :

L'œuf mûr possède tous les organes et toutes les qualités nécessaires pour sa segmentation, sauf le centrosome qui est l'agent actif de la division. Le spermatozoïde, de son côté, est pourvu d'un centrosome, mais il a perdu la substance sur laquelle cet élément exerce son action. L'union de l'œuf et du spermatozoïde réunit les éléments de la division cellulaire : l'œuf fécondé contient un centrosome qui se divise et dirige la segmentation.

On sait quelle a été la vogue de cette théorie parmi les zoologistes, et cependant elle se borne à donner une explication qui peut même n'être pas exacte de la segmentation de l'œuf.

Les causes de la segmentation plus ou moins rapide d'un œuf sont celles qui règlent ou commandent la division d'une cellule quelconque : elles ne peuvent intervenir dans une définition de la sexualité, et ce qui le montre bien, c'est que l'œuf passe souvent par une longue période de vie latente avant de se cloisonner.

On a souvent discuté sur les causes qui provoquent la divi-

(1) Boveri : *Uber den Anteil des Spermatoz. an der Teilung der Eier* (Sitz. der Gesell. f. Morph. u. Phys. in Munchen, 1887). Voir aussi les mémoires publiés par le même savant dans le *Jenaische Zeitschrift* des années 1887, 1888, 1890, 1901.

sion nucléaire ; elles sont probablement nombreuses ; il est possible que les centrosomes en soient le siège lorsqu'ils existent ; mais il suffit aussi peut-être d'une rupture de l'équilibre osmotique, résultat qui sera obtenu de façon très variable.

Tout ce que l'on peut dire, c'est que le signal, ou le *primum movens*, comme on l'appelle, de la division nucléaire doit se trouver dans le protoplasma et non dans les noyaux eux-mêmes ; autrement, on ne s'expliquerait guère que dans un sporange de Vampyrelle, par exemple, tous les noyaux commencent leur division en même temps et passent simultanément par les mêmes stades ; l'explication serait encore plus difficile pour les Arcelles où les deux noyaux sont très éloignés l'un de l'autre. Ces cas de division conjuguée sont d'ailleurs fréquents : il suffit d'ajouter aux exemples précédents ceux du *Trepomonas agilis*, des Urédinées et des Basidiomycètes que nous avons étudiés autrefois (1).

La théorie du kinoplasme et du trophoplasme de Strasburger est une variante de celle de Boveri : celle-ci exigeait l'existence de centrosome au moins dans l'élément mâle ; or Strasburger et ses élèves n'ont jamais rencontré de centrosomes dans les Phanérogames et les Ptéridophytes (2). Strasburger se trouvait ainsi conduit à remplacer l'action du centrosome dans la fécondation par celle du kinoplasme.

Le kinoplasme est un protoplasme spécial de structure fibrillaire qui tient sous sa dépendance les mouvements de la cellule ; il comprend le fuseau achromatique, le centrosome lorsqu'il existe, les stries radiaires, les flagellums, la partie antérieure du corps des anthérozoïdes et leurs cils vibratiles, l'ectoplasme ; la seconde partie du protoplasma est le trophoplasma de structure alvéolaire qui est le siège des phénomènes nutritifs.

(1) *Le Botaniste*, 7e série, p. 144.

(2) Strasburger : *Cytologische Studien* (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897) et divers autres mémoires publiés par le même savant.

L'élément mâle possède du kinoplasme, et s'il est incapable de se diviser isolément, c'est parce qu'il est trop pauvre en éléments nutritifs ; l'œuf, de son côté, par suite de l'absence de centrosome ou de kinoplasme, est également incapable de se développer ; la réunion des deux gamètes donne une cellule complète, et c'est le centrosome ou le kinoplasme qui provoquera la segmentation.

Cette théorie constate d'une façon heureuse la constitution particulière à chaque gamète, résultant de l'hétérogamie ; mais il ne faut pas la prendre dans un sens absolu ; le kinoplasme et le trophoplasme ne sont pas deux protoplasmes distincts : ce sont deux états quelque peu différents d'une même substance qui peut se transformer.

Rien ne le montre mieux que les récentes observations de Bataillon sur la parthénogenèse des Batraciens, où une simple piqûre produit le développement de l'œuf (1) ; cet œuf renfermait donc en lui suffisamment de kinoplasme, en dehors de celui qui aurait dû être fourni normalement par le spermatozoïde.

Il faut donc en revenir finalement à l'idée que nous avons exprimée en donnant, il y a quelques années (1899), les grandes lignes de notre théorie : *Les gamètes sont des éléments complets ; il ne leur manque que de l'énergie, et cette énergie peut leur être fournie de façon très différente* (2).

Nous ne ferons que rappeler ici, puisque nous en avons déjà longuement parlé, la théorie de Butschli qui admet que la proportion de chromatine et de plastine varie dans les noyaux à la suite des divisions ; il en résulte des différences sexuelles ; la fusion de ces noyaux différents rétablit l'équilibre normal.

Cette théorie repose sur le même principe que celle de

(1) Bataillon : *L'embryogenèse complète provoquée chez les amphibiens par piqûre à l'œuf vierge* (Comptes rendus Acad. sc., t. CL, avril 1910).

(2) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (le Botaniste, VIe série, février 1899).

Strasburger ; mais les deux substances qui par leur inégale répartition communiquent le caractère mâle ou femelle se trouvent localisées dans le noyau, au lieu d'être dans le protoplasme.

Enfin la théorie du dualisme des noyaux de Schaudinn, reprise et développée par Hartmann et d'assez nombreux Protistologues, est un mélange ingénieux des deux précédentes ; on fait passer le blépharoplaste, le nucléole ou le caryosome à la dignité d'élément nucléaire qui devient noyau locomoteur ou mâle, alors que le noyau ordinaire est considéré comme un noyau trophique ou femelle.

Notre point de vue est très différent de celui qui inspire toutes ces théories : ces dernières cherchent à expliquer la sexualité et son origine par des différences dans la constitution des gamètes ; cette différence de constitution est un résultat de la division cellulaire et de la division nucléaire ; l'hétérogamie se trouve à la base de toutes ces théories.

Pour nous, *l'isogamie est primitive ; les gamètes ne sont que des spores affamés, manquant d'énergie ; l'hétérogamie est secondaire, et cette hétérogamie, tout en ayant pour conséquence d'amener une inégale répartition des diverses substances cellulaires entre les deux gamètes, n'a jamais pour résultat d'enlever à ces gamètes le caractère d'éléments complets. L'union des gamètes a le caractère d'une nutrition, d'un acte d'autophagie ; mais cette union peut être remplacée par toute autre cause susceptible de fournir de l'énergie sous une forme quelconque.*

Les récentes expériences sur la parthénogenèse confirment nos conclusions, alors qu'elles sont en opposition complète avec toutes les théories précédentes qui ont pour base une constitution différente des gamètes.

VIII

Si nous voulons comprendre les autres modifications qui se sont produites du fait de la sexualité dans le dévelop-

pement des êtres, il nous faut maintenant envisager l'influence de la *fusion nucléaire*, dont nous avons constaté l'existence lors de l'union des deux gamètes en un œuf.

Cet œuf possède un noyau double, il renferme *deux cordons chromatiques :* si *n* est le nombre de chromosomes de l'espèce, l'œuf possédera 2 *n* chromosomes

Lorsque l'œuf va se diviser pour la germination, il peut se faire que les deux cordons chromatiques contenant chacun *n* chromosomes se séparent simplement sans se dédoubler ; les nouvelles cellules ne reçoivent alors que *n* chromosomes et *elles ne se distingueront par rien d'essentiel des cellules ordinaires.*

Si, au contraire, le noyau sexuel transmet son noyau double aux cellules provenant de la germination de l'œuf, ces cellules, possédant chacune un noyau à double spirème, se trouvent dans des conditions spéciales, dans un *état secondaire créé par la sexualité ;* nous ne serons nullement surpris que dans ces conditions leurs propriétés et leur rôle diffèrent sensiblement de ce que nous trouvons dans la cellule ordinaire à *n* chromosomes ; les appareils auxquels ces cellules à noyau double donneront naissance seront eux-mêmes dans un *état secondaire dû à la sexualité.*

D'autres conséquences découlent de cette organisation : si ces végétations secondaires donnent à leur tour des gamètes, ces éléments auront 2 *n* chromosomes et l'œuf en possédera 4 *n ;* le noyau de l'œuf arriverait ainsi à doubler le nombre de ses chromosomes à chaque génération.

Cet inconvénient a été évité de la façon suivante : à un moment donné, qui correspond à la sporulation, les appareils à 2 *n* chromosomes donnent des cellules à *n* chromosomes, sans doute par séparation des deux spirèmes au moment de la division ; ces spores, en retrouvant la structure primitive de leur noyau, *ont repris leurs propriétés ordinaires et les végétations qu'elles donneront posséderont elles-mêmes le caractère primitif.*

Le phénomène qui ramène le noyau de la structure double à la structure simple est désigné sous le nom de *réduction chromatique.*

D'après ce qui précède, cette réduction chromatique a lieu soit immédiatement au moment de la germination, soit plus tard; dans ce dernier cas, le *retard dans la réduction chromatique a pour résultat de créer un état secondaire des cellules et des appareils*, chose qui n'existe pas dans le premier cas.

Nous avons vu précédemment que la formule générale du développement était devenue par suite de la sexualité :

Sporophyte + Gamétophyte + œuf + Sporogone.

La réduction chromatique pouvant se faire à la sporulation soit du sporogone, soit du sporophyte, soit du gamétophyte, il en résulte que, dans le développement, nous aurons des sporogones secondaires, des sporophytes secondaires, et même des gamétophytes secondaires, *selon le retard plus ou moins grand de cette réduction chromatique.*

Nous insisterons plus loin sur les diverses combinaisons qui peuvent se présenter et sur celles qui ont été réalisées dans la nature; mais nous en avons vu assez pour comprendre à *quelle erreur ces états secondaires créés par la sexualité ont donné naissance.*

Une des plus belles découvertes dans le domaine de la reproduction sexuelle est sans contredit celle que réalisa en 1883 Van Beneden, lorsqu'il démontra que, dans l'*Ascaris*, le nombre des chromosomes de chaque noyau sexuel est moitié moindre que celui des noyaux végétatifs; il en conclut naturellement que les noyaux sexuels en présence sont des *demi-noyaux;* si le *pronucleus* femelle n'est pas l'équivalent d'un noyau ordinaire, il est clair, disait ce savant, que le globe vitellin pourvu de son *pronucleus* n'est pas une cellule; les gamètes seraient des éléments incomplets.

Cette observation a donné une impulsion extraordinaire aux recherches concernant les phénomènes reproducteurs : il a fallu : 1° généraliser cette constitution des noyaux

sexuels ; 2° déterminer le moment où se fait la réduction chromatique ; 3° chercher la façon dont elle se produit.

Mais, par contre, elle a été le point de départ d'une conception fausse de la reproduction sexuelle ; on a cherché *la raison d'être de la sexualité* dans *cette structure incomplète des gamètes* et on n'a pas vu que la réduction chromatique n'était *qu'une conséquence de la sexualité*, au lieu d'en être le *facteur déterminant*, ainsi que beaucoup de savants l'admettent encore. Il semble difficile de continuer plus longtemps dans ces errements du passé.

IX

Notre théorie de la sexualité permet de se rendre compte également des différences dans le cycle du développement que nous rencontrons chez les êtres vivants et qui pour la plupart restaient inexpliquées.

Le sporophyte d'une espèce change parfois d'aspect et de structure selon le milieu qu'il habite ; il est sensible à l'adaptation. Dans le *Chilomonas Paramœcium* et le *Cryptomonas ovata*, par exemple, espèces encore dépourvues probablement de sexualité, les individus qui vivent dans l'eau possèdent deux flagellums, une échancrure buccale, et se déplacent activement (fig. 10), tout en se divisant de temps à autre ; avec une humidité modérée et peut-être aussi une différence dans la nature de l'eau, les flagellums disparaissent ainsi que l'échancrure buccale, et les individus se divisent à l'intérieur d'une masse gélatineuse en formant ce qu'on appelle une colonie palmelloïde (fig. 11) ; à un moment donné, l'espèce s'enkyste.

On a ainsi pour le cycle complet :

Sporophyte A + Sporophyte B + Kyste.

Admettons un instant que les conditions d'existence pour chacun de ces sporophytes restent constantes pendant une longue succession de végétations, il est vraisemblable que

ces sporophytes viendront à s'oublier et que le sporophyte B, par exemple, arrivera à être tout à fait incapable de reproduire le sporophyte A ; nous aurons alors deux espèces :

1° Sporophyte A + Kyste ;
2° Sporophyte B + Kyste.

Notons que *l'une aura les caractères d'un protozoaire*, et que la seconde *sera une algue nettement caractérisée.*

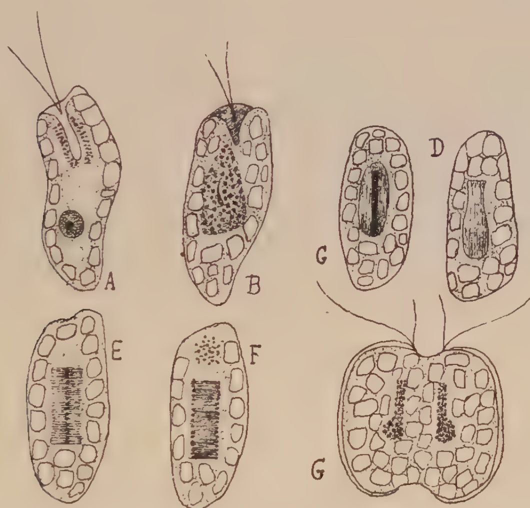


Fig. 10. — *Le Chilomonas Paramœcium* et sa division nucléaire pendant la phase d'activité.

Avant la dissociation possible, on a dans le développement une *succession* de végétations si les sporophytes sont semblables, une *alternance* de végétations si ces sporophytes sont différents, c'est-à-dire si nous passons du sporophyte A au sporophyte B, ou inversement.

La *dissociation* d'une *alternance de végétations* entraîne la *formation* d'une espèce ; certaines espèces-souches sont très sensibles au milieu ; elles ont de nombreux sporophytes différents ; le cas du *Cryptomonas* nous renseigne sur leur cycle, qui est parfois extrêmement varié, par exemple les

Rosa, les *Hieracium*, etc. ; mais il est souvent presque impossible de déterminer quels sont les sporophytes qui se sont *dissociés* pour former des espèces distinctes et indépendantes.

Nous avons choisi le *Chilomonas* comme exemple du début afin de n'avoir pas à tenir compte de la sexualité ; abordons maintenant le problème tel qu'il se trouve posé avec la reproduction sexuelle.

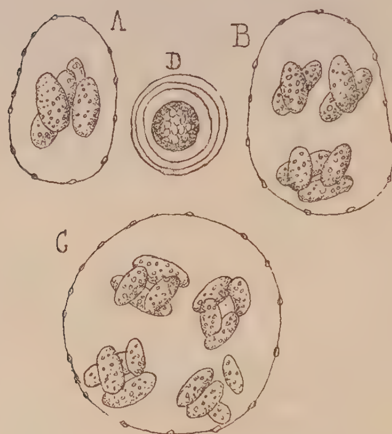


Fig. 11. — Colonies palmelloïdes dans la famille des Cryptomonadinées comprenant les genres *Chilomonas et Cryptomonas* ; D, kyste.

Partons de la formule générale :

Sporophyte + Gamétophyte + Œuf + Sporogone.

Lorsque la réduction chromatique se fait à la germination de l'œuf, tout le développement a lieu avec n chromosomes.

$$\overset{n}{\text{Sporophyte}} + \overset{n}{\text{Gamétophyte}} + \overset{2n}{\text{Œuf}} + \overset{n}{\text{Sporogone}}.$$

Si les sporophytes qui se succèdent sont semblables, nous aurons une *succession* de végétations ; si l'espèce en comporte de différents, nous aurons une *alternance* de végétations en passant des uns aux autres, et enfin une *alternance de générations* se produira en passant des sporophytes aux gamétophytes. Le gamétophyte est lui-même susceptible théoriquement de montrer une succession et une alternance de végétations, mais la chose est rare.

Nous serions disposé à considérer le cas de certains *Œdogonium*, qui produisent des androspores, comme un

exemple d'*alternance de végétations du gamétophyte mâle* ; il existe chez les animaux des cas d'alternance du gamétozoïde beaucoup plus nets, tels les *Rhabdonema* et les *Rhabditis*.

La formule générale de tout à l'heure :

Sporophyte + Gamétophyte + Œuf + Sporogone

s'applique à beaucoup d'Algues ; on la retrouve chez les Champignons siphomycètes et elle se continue chez les Champignons supérieurs, avec une légère modification due à la *transformation des gamétanges en gamétophores*.

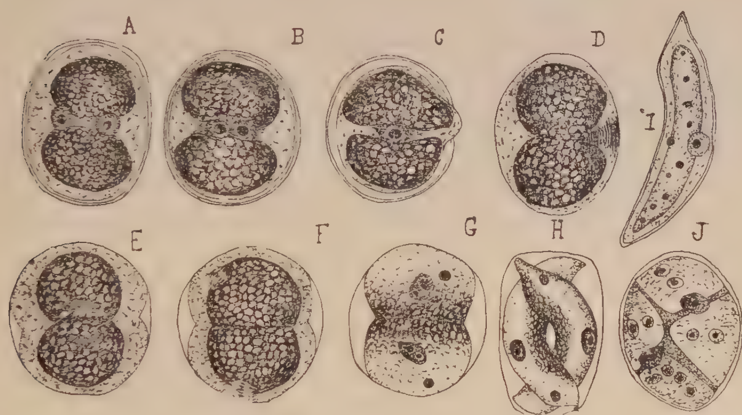


Fig. 12. — L'œuf des *Closterium* A, B, C. Union tardive des noyaux dans l'œuf ; D, — H, germination de l'œuf dans un sporogone ; atrophie de deux des noyaux. D'après Klebahn.

Les Algues semblent avoir épuisé tous les cas possibles par *suppression* soit du sporogone, soit du sporophyte, soit des deux appareils à la fois.

On a ainsi les formules suivantes dérivant de la formule générale :

1° Sporophyte + Gamétophyte + Œuf ;
2° Gamétophyte + Œuf + Sporogone ;
3° Gamétophyte + Œuf.

Nous trouverions tout simple que la suppression des stades

qui manquent ait lieu d'une façon brusque ; mais nous pouvons constater *que, dans certains cas tout au moins, elle a été graduelle.*

Prenons le sporogone chez les Conjuguées ; on peut s'assurer que, dans les *Closterium* (fig. 12), le noyau de l'œuf se divise encore en 4, comme si le sporogone devait fournir quatre spores ; mais deux noyaux *s'atrophient* et il n'existe que deux cellules à la germination. Dans les *Spirogyra*, nous n'en trouverons plus qu'une ; le sporogone a disparu.

Il reste beaucoup à faire pour déterminer dans chaque cas le cycle exact d'un organisme avec ses alternances de végétations et ses alternances de générations suivant le schéma que nous avons donné.

Tout récemment une Académie mettait à l'ordre du jour la question du pléomorphisme des Algues au sens d'Hansgirg : la solution est évidemment dans le développement dont nous venons de tracer l'esquisse.

X

L'intérêt qui s'attache au développement augmente lorsqu'il s'agit des plantes supérieures et des Métazoaires chez lesquels le retard dans la réduction chromatique a donné naissance à des *états secondaires.*

Il semble, d'après des travaux récents (Jamanouchi, etc.), que ces états secondaires puissent exister aussi chez certains groupes d'Algues comme les Floridées : nous attendons d'être mieux fixé pour les mentionner.

En ce qui concerne les plantes cormophytes, nous avons deux types nettement tranchés, celui des Muscinées et celui des Métaphytes, comprenant les Cryptogames vasculaires, les Gymnospermes et les Angiospermes.

Le cycle d'une Mousse (fig. 13) comprend un protonema filamenteux P sur lequel poussent des tiges feuillées G,

portant les archégones et les anthéridies ; l'œuf développe sur l'archégone même une capsule S portant les spores ; la réduction chromatique s'effectue à la formation de ces spores et celles-ci reproduisent le protonema.

On ne semble pas avoir compris jusqu'ici la signification du protonema; essayons d'être plus heureux en partant de la formule générale :

$$\overset{n}{\text{Sporophyte}} + \overset{n}{\text{Gamétophyte}} + \overset{2\,n}{\text{Œuf}} + \text{Sporogone}.$$

La réduction chromatique ayant lieu à la formation des spores dans le sporogone, cet appareil seul a des noyaux doubles; seul il représente un *état secondaire* dû à la sexualité et au retard dans la réduction chromatique ; dès lors, *le protonema tient la place d'un sporophyte primaire*, alors que la tige feuillée représente un gamétophyte de nature également primitive avec ses *n* chromosomes; la formule des Muscinées est donc naturellement



Fig. 13. — Schéma du cycle d'une mousse.

$$\overset{n}{\text{Sporophyte}} + \overset{n}{\text{Gamétophyte}} + \overset{2\,n}{\text{Œuf}} + \overset{2\,n}{\text{Sporogone}}.$$

Plusieurs remarques s'imposent : 1° le sporogone, qui seul représente un *état secondaire*, a subi un *perfectionnement considérable*, qui en a fait un organe de plus en plus

compliqué ; 2° les sporophytes et les gamétophytes, qui représentent un *état primaire*, ont eu une évolution très limitée ; le protonema particulièrement ressemble étonnamment à une Algue, si bien que la confusion est possible et a été faite ; ce sporophyte, qui a perdu la propriété de sporuler, *est en voie de disparition*, et la formule de l'avenir est celle-ci :

Gamétophyte + Œuf + Sporogone.

Le cycle des Métaphytes débute avec les Fougères ; le sporogone est supprimé ; le retard dans la réduction chromatique se prolonge jusqu'à la formation des spores chez le sporophyte, et on a :

$$\overset{2n}{\text{Sporophyte}} + \overset{n}{\text{Gamétophyte}} + \overset{2n}{\text{Œuf}}$$

Le sporophyte est la plante feuillée (fig. 17) ; avec ses noyaux à 2 *n* chromosomes, il représente un *état secondaire* : le gamétophyte, connu sous le nom de prothalle, qui lui succède, revient à l'état primitif, ce qui explique sa simplicité d'organisation.

Il serait fort intéressant de suivre chez les Angiospermes et les Gymnospermes les diverses adaptations du gamétophyte mâle et du gamétophyte femelle ; on verrait comment l'évolution a agi d'une façon indépendante sur chacun d'eux, justifiant ainsi notre opinion sur l'origine du sexe en général.

Disons seulement que le stade gamétophyte est en voie de disparition et que vraisemblablement, dans quelques centaines de siècles, la formule sera

$$\overset{2n}{\text{Sporophyte}} + \overset{n}{\text{Gamètes}} + \overset{2n}{\text{Œuf}}.$$

Déjà, en effet, le gamétophyte mâle n'est plus représenté chez les plantes supérieures que par un boyau pollinique qui renferme un noyau végétatif *appelé à disparaître* et un noyau générateur qui, en se divisant, donnera les noyaux des deux anthérozoïdes. En l'absence du noyau végétatif, on

pourrait déjà dire que la *microspore du gamétophyte germe directement en un gamétange.*

De même nous avons montré que le sac embryonnaire de l'ovule, avec ses huit cellules, représentait en réalité la germination d'une *macrospore en un gamétange* (fig. 15).

Malgré les résistances prévues, il est certain que cette interprétation prévaudra complètement d'ici peu; seule, elle permet d'expliquer logiquement la *double fécondation* et la fécondation possible des synergides et des antipodes par un anthérozoïde.



Fig. 14. — Le sporophyte d'un *Iris*.



Fig 15. — Macrospore ou sac embryonnaire d'une plante supérieure. La macrospore a germé en donnant huit gamètes; trois supérieurs qui sont l'oosphère et les deux synergides: trois inférieurs, les antipodes, et les deux médians, qui sont les mésodes.

Nous assistons donc chez les plantes supérieures à la *disparition d'un stade*, comme nous l'avons constaté chez les *Closterium* à propos du *sporogone* et chez les Muscinées à propos du *sporophyte*.

Il en résulte pour les Métaphytes une conséquence bizarre: en l'absence des états intermédiaires de la disparition des gamétophytes mâle et femelle, on serait amené à prendre le sporophyte secondaire pour un gamétophyte, puisque c'est à son intérieur que se forment les gamètes.

Nous ne manquerons pas de constater que ce sont les

appareils à $2n$ chromosomes qui seuls se sont montrés aptes à un perfectionnement indéfini ; la cause doit en être cherchée dans l'état double des noyaux et les tendances variées qu'ils possèdent par le fait de cette structure.

Nous en déduirons que la réunion des noyaux sexuels — nous ne disons pas leur fusion qui parfois n'est pas complète — constitue le phénomène essentiel de la fécondation, celui qui a eu le plus grand retentissement sur la formation des deux séries animale et végétale.

Enfin, nous voyons également que la *pluralité des états d'un même cycle* tend chez les plantes supérieures vers l'*unité*, comme si l'individualité unique dans l'espèce était le but suprême de l'évolution.

La chose est également frappante chez les animaux, mais le moyen employé a été différent.

XI

Nous sommes peu qualifié sans doute pour tenter une explication du cycle des Métazoaires. Cependant, comme il ne s'agit que d'appliquer aux animaux les principes que nous venons de formuler à l'égard des Métaphytes, nous ne saurions hésiter. Il ne manque pas d'ailleurs de zoologistes éminents — plusieurs sont sympathiques à nos travaux, nous le savons — pour corriger avec indulgence les erreurs qui viendraient sous notre plume.

Les Métazoaires paraissent avoir leur origine au niveau des Volvocinées, famille qui se rattache elle-même aux Chlamydomonadinées, dont nous avons étudié le genre *Chlorogonium*.

On peut donc se servir de la même formule générale comme point de départ ; elle devient pour les animaux, d'après la terminologie que nous avons adoptée :

Sporozoïde + Gamétozoïde + Œuf + Sporogone

Tout d'abord il semble qu'il y a eu *suppression* du sporogone ; chez les *Volvox*, l'œuf germe directement en une nouvelle colonie et la formule est alors pour les animaux :

Sporozoïde + Gamétozoïde + Œuf

Or, chez les animaux, le retard dans la réduction chromatique s'est prolongé plus loin que chez les Métaphytes, où il ne dépasse pas le stade sporophyte ; nous le retrouvons jusque dans le gamétozoïde ; la réduction chromatique se fait juste au moment de la formation des gamètes.

Dans ces conditions, sporozoïde et gamétozoïde sont des *états secondaires* à noyau double.

Il n'y a donc chez les animaux aucune différence essentielle entre sporozoïdes et gamétozoïdes ; d'un autre côté, on ne trouve plus chez l'animal de stade primitif à noyau simple rappelant l'ancêtre protozoaire. On plutôt *il n'en existe qu'un, représenté par les gamètes eux-mêmes,* et la ressemblance est trop nette pour ne pas solliciter l'attention.

Chez les Algues, les sporophytes primaires qui ont une structure identique de la cellule sont parfois réunis en un *sporo-gamétophyte* ; il n'y aurait rien d'étonnant à ce que nous ayons chez les animaux avec une structure identique de la cellule à 2 n chromosomes des *sporo-gamétozoïdes*.

Ceci dit, il paraît assez vraisemblable que *beaucoup de cas de parthénogénèse pourraient bien n'avoir d'autre signification que celle d'une simple sporogenèse s'effectuant sur un sporozoïde ou même sur un sporo-gamétozoïde.*

En cherchant bien dans le développement des Trématodes, des Pucerons, etc., il est probable que l'on reconnaîtrait des alternances de générations entre sporozoïdes et gamétozoïdes, et des alternances de végétations entre chacun d'eux, ce qui donnerait des formules du genre de celle-ci :

Sporozoïde A + Sporozoïde B + Sporozoïde C +
Gamétozoïde A + Gamétozoïde B.

On pourrait ainsi adopter la terminologie que nous avons établie : succession et alternance de végétations des sporozoïdes et des gamétozoïdes selon qu'ils sont semblables ou différents ; alternance de générations lorsqu'on passe des sporozoïdes aux gamétozoïdes.

Le gamétozoïde des animaux ayant 2 *n* chromosomes a la possibilité, — ce qui n'existe pas chez les végétaux, — en *esquivant la réduction chromatique*, de donner des gamètes à 2 *n* chromosomes, la *parthénogenèse de ces gamètes secondaires est un phénomène normal ;* il suffit de leur procurer comme aux gamètes d'*Ulothrix* ou de *Chlamydomonas* de l'énergie sous une forme convenable ; rien n'empêche d'ailleurs que le développement ait lieu sans aucune aide.

La *parthénogenèse* des gamètes, après réduction chromatique, se heurte à une grosse difficulté : ces éléments ne possèdent que *n* chromosomes, et il leur faut donner des appareils à 2 *n* chromosomes. *Normalement ces gamètes devraient donner naissance à des appareils primaires comme les microspores et les macrospores dans les Métaphytes.*

Cette distinction des deux sortes de parthénogenèse a été faite par nous dès l'année 1899, dans notre théorie de la sexualité, *loc. cit.*, p. 273 ; nous sommes revenu à nouveau sur cette distinction en 1907 (1). Winkler a admis, en 1908, cette différence en employant le terme de *parthénogenèse somatique* lorsque l'œuf se développe avec 2 *n* chromosomes, c'est-à-dire avec la structure du stade diploïde, et le terme de parthénogenèse générative lorsque l'œuf se développe avec *n* chromosomes, c'est-à-dire avec la structure du stade haploïde (2).

Il est facile de se rendre compte que Winkler a consacré ainsi l'exactitude de notre théorie ; personne avant nous n'avait établi que les noyaux des Métazoaires et du stade spo-

(1) P.-A. Dangeard : *L'évolution de la sexualité générale* (la Revue des idées, 15 janvier 1907, p. 24).

(2) Winkler : *Parthenogenesis und Apogamie un Pflanzenreich.* Iéna, 1908.

rophyte des Métaphytes étaient des noyaux doubles, alors que le noyau des gamètes ou des gamétophytes était un noyau simple : cette distinction était la base même de notre théorie ; nous en avions établi l'exactitude par nos observations sur les Chlamydomonadinées ; elle était opposée ainsi à la théorie de Van Beneden, unanimement acceptée par les zoologistes.

Strasburger donne le nom d'apogamie à la parthénogenèse somatique et conserve le nom de parthénogenèse au développement d'un gamète à *n* chromosomes.

Cette seconde sorte de parthénogenèse est, dit-on, possible chez quelques animaux ; nous désirerions pour l'interpréter savoir d'une façon certaine comment se produit le doublement des chromosomes. Est-ce par *autorégulation*, comme on l'affirme, ou bien ne serait-ce point plutôt par une *fusion de deux cellules du jeune embryon ?*

Il ne faut pas oublier qu'il existe quelque chose d'analogue avec le prothalle de certaines Fougères dont les cellules, après une fusion de ce genre, donnent directement des sporophytes (1).

C'est sur ce point délicat que devront se concentrer les recherches futures relatives à la parthénogenèse ; on trouvera un exposé de l'état actuel de nos connaissances sur ce sujet dans l'ouvrage d'O. Hertwig déjà cité *Allgemeine Biologie*. Nous rappelons simplement ceci : Alors que des zoologistes se demandaient à propos de la parthénogenèse : « D'où vient-elle ? Comment s'est-elle établie à côté de l'amphimixie ? Dérive-t-elle de celle-ci ou lui est-elle antérieure ? Enfin et surtout qu'y a-t-il dans certains œufs qui leur permette de se développer sans fécondation, tandis que d'autres ne le peuvent pas ? (2) » nous écrivions en 1899

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, 1906, p. 24.

(2) Y. Delage : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité.* Paris, 1895, p. 151. Cette incertitude au sujet de la parthénogenèse se trouve reproduite avec des termes identiques par le même savant, en 1903, dans la 2e édition du même ouvrage, p. 168.

ceci que les travaux récents ont confirmé : « *Chaque gamète porte en lui-même, par son origine et par sa nature, le principe d'un développement parthénogénétique ; si cette parthénogenèse n'est pas plus fréquente, c'est à cause du retard dans la réduction chromatique qui a modifié si profondément les conditions de l'organisme végétal ou animal.* »

XII

En prenant comme point de départ dans notre théorie de la sexualité le *Polytoma uvella* et les Chlamydomonadinées, nous avons été guidé par les raisons suivantes :

1° *Les flagellés voisins du* POLYTOMA UVELLA *peuvent être regardés comme la souche des Métaphytes et des Métazoaires.*

2° *La sexualité a déjà acquis tous les caractères essentiels qu'elle conservera par la suite ; la distinction en stade végétatif et en stade reproducteur qui va s'accentuer existe déjà, marquée par la substitution du sporange succédant à la simple bipartition.*

3° *On connaît bien chez le* POLYTOMA UVELLA *et les Chlamydomonadinées le mode de division du noyau ; on sait, par nos recherches, qu'il s'agit d'une téléomitose normale avec un nombre fixe de chromosomes, comme chez les organismes supérieurs.*

On se trouve donc ainsi en face d'une lignée phylogénétique dont on peut suivre parallèlement l'évolution des organes, des structures et des fonctions.

Il est intéressant cependant d'essayer de remonter de plus en plus vers la source de toute manifestation vitale, c'est-à-dire du côté des Amibes et des êtres qui leur ressemblent.

En suivant cette méthode pour l'étude des phénomènes de division nucléaire, nous avons réussi à distinguer les différents essais ou tâtonnements qui se sont produits au sein de la cellule, en vue d'arriver à une répartition exacte

de la chromatine, lors de la division ; à côté de l'amitose, nous avons trouvé l'haplomitose, et un certain nombre de formes intermédiaires entre l'haplomitose et la téléomitose ; d'une façon générale, ces différents modes de division nucléaire correspondaient assez exactement à l'existence, parmi les organismes inférieurs, de groupes à développement plus ou moins limité, de séries évolutives, qui se terminent en cul-de-sac et qui se trouvent à côté de la *lignée phylogénétique d'avenir*, celle qui a donné naissance aux organismes supérieurs.

Il est assez naturel de faire les mêmes constatations en ce qui concerne la fonction sexuelle ; nous devons assister à des essais et à des tâtonnements ; nous devons pouvoir remonter aussi vers la source, en suivant le rameau principal, celui dans lequel nous avons rencontré les phénomènes de mitose.

Occupons-nous d'abord de cette dernière direction : chez l'*Anthophysa vegetans*, nous avons vu qu'à la suite d'une épidémie de divisions, l'organisme conservait deux noyaux, qui se réunissaient ensuite, lors de l'enkystement ; c'est un phénomène d'*autogamie*.

Il nous suffira de montrer que cette autogamie ne diffère par aucun caractère essentiel de l'isogamie du *Polytoma* et qu'elle s'est montrée sous l'influence de la même cause.

L'état affamé des gamètes est produit chez le *Polytoma* par les divisions successives qui se produisent dans le sporange *sans période de nutrition intercalaire* ; il est facile de se rendre compte que ces conditions se trouvent réalisées dans les *épidémies de divisions* d'un flagellé à simple bipartition comme l'*Anthophysa : la seule différence avec l'isogamie consiste en ce fait que les deux énergides n'ont même pas la force de se séparer, avant d'effectuer la fusion nucléaire et leur réunion en une seule cellule qui est l'œuf.*

Nous en dirons autant de tous les cas d'autogamie

signalés chez les Amibes : la division du corps ne peut plus suivre la division ou les divisions du noyau ; l'énergie nécessaire à la continuation du développement est obtenue par une sorte de retour en arrière, par une fusion de deux éléments nucléaires, ce qui correspond à l'union de deux énergides.

Notre point de vue est donc tout à fait différent de celui des zoologistes : *ceux-ci considèrent ces divisions préliminaires comme réductionnelles au même titre que chez les Métazoaires.*

Nous sommes convaincu au contraire qu'il ne se produit aucune réduction du nombre des chromosomes dans ces divisions préliminaires; que les noyaux conservent leur nombre de chromosomes ; que le noyau de copulation est double et que la réduction chromatique se produit à la germination du kyste.

Nous rattachons toutes ces divisions nucléaires successives qui précèdent la sexualité à une nutrition insuffisante, amenant l'état affamé des gamètes ou des énergides : c'est ce principe que nous avons énoncé dans un mémoire précédent : « *La gêne nutritive produite par la disette d'aliments a le même effet que celle qui a pour cause l'accroissement de volume ; elle détermine la division* (1). »

Nous avons voulu simplement montrer ici comment on pourrait rattache *l'autogamie* des Flagellés et des Rhizopodes à l'isogamie telle qu'elle existe chez d'autres Flagellés et chez le *Polytoma uvella* : chaque exemple devra être étudié maintenant en détail, au point de vue de la façon dont se comportent les chromosomes.

Nous savons déjà assez exactement comment les choses se passent chez les Myxomycètes par les travaux de Prowazek sur le *Plasmodiophora brassicæ* (2) d'Hélène Kranzlin

(1) P.-A. Dangeard : *Nutrition ordinaire, Nutrition sexuelle et Nutrition holophytique* (le Botaniste, 8e série, p. 82.)

(2) Prowazek : *Uber den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicæ* (Arb. a. d. Kais. Gesundheit., Bd. XXII).

sur les Arcyriées et les Trichiées (1) et surtout par le mémoire de John sur le *Ceratiomyxa* (2). Dans l'autogamie du *Ceratiomyxa*, les noyaux copulateurs possèdent 8 chromosomes : le noyau double de copulation en a 16 qui se groupent par deux ; lorsque ce noyau se divise, chaque nouveau noyau ne reçoit que huit chromosomes : *la réduction chromatique suit donc la fusion nucléaire.*

Le cas de l'*Anthophysa vegetans* nous semble devoir apporter quelque éclaircissement dans la question des *Trypanosomes* ; le second noyau, vu chez ces derniers par différents auteurs et qui donne parfois naissance à des phénomènes d'autogamie (3), ne vient pas sans doute, comme on l'a dit, du blépharoplaste : il résulte, selon toute probabilité, comme chez l'*Anthophysa*, de la division du noyau ordinaire.

Les exemples d'autogamie chez les organismes à noyau double ne constituent qu'une variante de l'autogamie ordinaire : il sera nécessaire de distinguer l'*autogamie primitive* des Diplozoaires et l'*autogamie secondaire*, telle qu'elle existe chez les Champignons supérieurs, mais au fond la fonction répond toujours aux mêmes nécessités et aux mêmes besoins.

On a beaucoup parlé de la reproduction sexuelle des Infusoires ciliés en faveur de la théorie du dualisme des noyaux; cette reproduction ne saurait, à notre avis, servir de base à une théorie générale de la sexualité.

Les Infusoires, en effet, constituent un type aberrant ; il s'agit d'un groupe qui se termine en cul-de-sac, après avoir subi une évolution très remarquable ; pour que leur mode de sexualité puisse être invoqué dans une théorie générale, il faudrait que ces Infusoires fussent la souche des Métazoaires,

(1) Kranzlin : *Zur Entw. der Sporangien bei den Trichien und Arcyrien* (Arch. f. Protist., Bd. IX).

(2) John : *Myxomycetenstudien* (Berich. deutsch. bot. Gesell., Bd. XXV et Bd. XXVI).

(3) Ajouter aux nombreux mémoires déjà cités dans la bibliographie la note récente de C. Schilling : *Das Vorkommen von Autogamie bei Trypanosoma Lewisi* (Arch. f. Protist. Bd. XIX, 1910 p. 119).

et encore faudrait-il négliger les relations de parenté étroite qui existent entre Métazoaires et Métaphytes.

Dans ces conditions, on peut essayer de rattacher cette reproduction sexuelle des Infusoires aux organismes plus simples, leurs ancêtres, mais on n'est pas autorisé à s'en servir pour suivre l'évolution de la fonction ; on y est d'autant moins autorisé que si nous en croyons nos propres observations sur ce groupe, le noyau a un mode de division plus voisin de l'haplomitose que de la téléomitose.

Nous avons, en effet, suivi en détail la conjugaison du *Colpidium colpoda* (1) ; nous avons obtenu tous les stades de la division nucléaire du *macronucleus* et du *micronucleus* ; or celui-ci, dans ses bipartitions, soit avant la conjugaison, soit après, ne montre jamais de véritables chromosomes : on aperçoit simplement, suivant l'axe du fuseau, des fibrilles plus ou moins noduleuses qu'il faut identifier, selon nous, simplement avec les chromospires du noyau des Eugléniens; ces noyaux ont aussi cet aspect fibrillaire, lors de la conjugaison, dans chaque individu, du noyau stationnaire avec le noyau migrateur. *Plus on étudiera le noyau des Infusoires ciliés et plus on s'apercevra, pensons-nous, de l'erreur qu'on a commise en attribuant à cet élément une division indirecte ordinaire, une véritable téléomitose* (2).

L'origine des Infusoires ciliés reste problématique : on en est réduit à supposer un ancêtre flagellé, analogue aux Diplozoïdes actuels, mais n'ayant que des noyaux à division imparfaite du type de l'haplomitose ; la répartition plus ou moins inégale de la chromatine dans ce mode de division expliquerait en partie les différences qui se sont manifestées entre

(1) Nous voulions contrôler les résultats annoncés par H. Hoyer, en 1899, dans Arch. f. micr. Anat., Bd. LIV ; cet auteur *avait nié l'existence d'une conjugaison des noyaux*. Nos recherches nous ont montré l'exactitude du schéma de Maupas.

(2) Gary N. Calkins and Sara White Cull : *The conjugation of Paramæcium Aurelia* (Arch. f. Protist., Bd. X. 1907).

le *macronucleus* et le *micronucleus* et qui se sont ensuite maintenues dans le type : l'autogamie est devenue de ce fait impossible et a été remplacé par le mode de conjugaison actuel. Le problème reste et restera longtemps difficile à résoudre ; nous avons voulu simplement montrer ici l'erreur de ceux qui cherchent à expliquer la sexualité ordinaire sur un exemple aussi aberrant.



RECHERCHES

SUR LA

STRUCTURE DES PLANTULES CHEZ LES VICIÉES

Par C. TOURNEUX

Je me suis proposé, dans ce travail, de faire l'étude anatomique des plantules de quelques Viciées, particulièrement au point de vue des rapports que présentent les tissus conducteurs de la tige avec ceux de la racine. Cette étude présente chez les Viciées un intérêt tout spécial, parce qu'on observe au-dessus des cotylédons des formations ligneuses centripètes qui, chez les Phanérogames, sont ordinairement considérées comme caractéristiques de la racine.

Elle a du reste déjà été faite. Mlle Goldschmidt (1) a décrit le passage de la racine à la tige chez le *Vicia sativa*. Les résultats qu'elle a obtenus ont été confirmés par Gérard (2), qui a étudié non le *Vicia sativa* lui-même, mais les *Lathyrus odoratus* et *latifolius*, et l'*Ervum lens*.

Je ne crois pas qu'il existe une étude des Viciées qui soit postérieure à celle de Gérard.

J'ai repris le travail de cet auteur sur les genres *Lathyrus* et *Ervum* ; celui de Mlle Goldschmidt sur le *Vicia sativa*, et j'ai de plus étudié le genre *Pisum*.

(1) S. Goldschmidt : *Beitrage zur Entwick. Fibrova. in Stengel und in der Hauptwurzel der Dicotyledonen*. Zurich, 1876.

(2) Gérard : *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (thèse de doctorat, p. 345-354).

MORPHOLOGIE

Les plantules de *Vicia*, *Pisum*, *Lathyrus*, *Ervum*, présentent beaucoup d'analogies.

Elles ont un axe hypocotylé très court, supportant des cotylédons hypogés.

Leur tige est quadrangulaire.

Les feuilles sont distiques, et les premières au-dessus des cotylédons sont toujours très réduites.

Chez le *Vicia sativa* (Pl. XXXIV), le nombre de ces feuilles réduites s'élève à 3. La 4e et les suivantes sont bien développées : ce sont des feuilles composées paripennées, à deux folioles, terminées par un rudiment de vrille. A partir de la 7e ou de la 8e feuille, le nombre des folioles s'élève à quatre. Toutes ces feuilles sont munies à la base de stipules.

Chez le *Lathyrus*, le *Pisum* et l'*Ervum*, on n'observe que deux feuilles réduites (Pl. XXXIV-XXXV).

La 3e et les suivantes sont, comme chez le *Vicia*, des feuilles composées paripennées à deux folioles, avec vrilles et stipules.

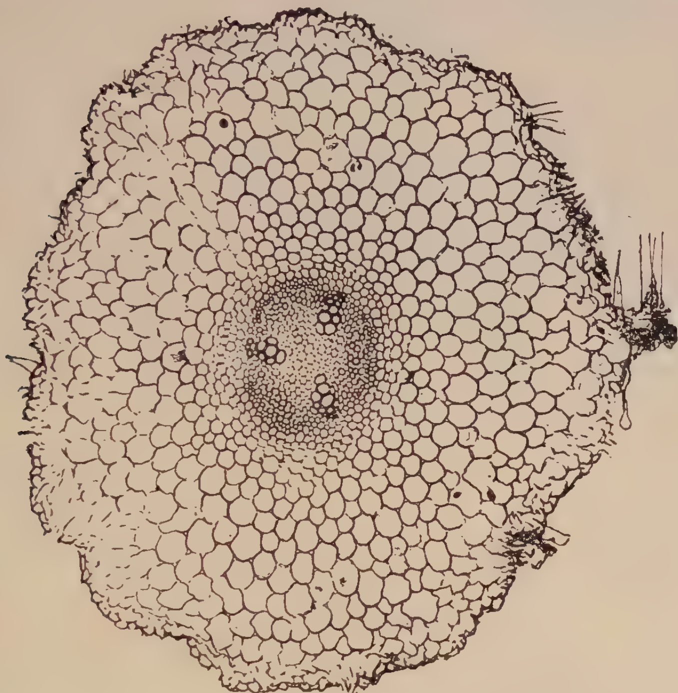
Les stipules de *Pisum* et de *Lathyrus* sont particulièrement bien développées.

Ces caractères morphologiques sont en rapport avec la structure anatomique des plantules.

ANATOMIE

I. Racine. — Il n'y a rien de particulier à en dire. Chez les quatre genres étudiés, la racine est à trois faisceaux et conserve la structure ordinaire d'une racine jusqu'à une très petite distance au-dessous de l'insertion des cotylédons (T. I).

II. Tige. — A. *Vicia sativa.* — *a*) Pour observer chez une plantule de *Vicia* ayant de 4 à 6 entre-nœuds la structure normale d'une tige, il faut s'adresser à des plantules déjà âgées, et pratiquer une coupe dans le 4e entre-nœud, ou plus haut.



T. I. *Pisum sativum.* — Racine primaire.

Sur cette coupe, on observe (Pl. XXXVI, fig. 1) :

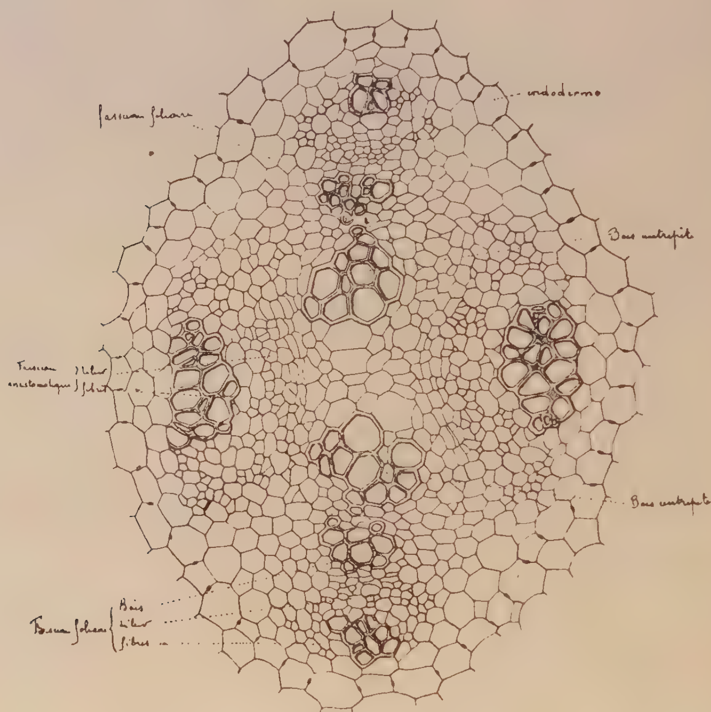
1° Dans la région centrale : 4 faisceaux libéro-ligneux ;

2° Dans la région corticale : 2 petits faisceaux libéro-ligneux (*s*) occupant deux angles opposés, sur la ligne des faisceaux (*a*) ; 2 cordons de fibres dans les deux autres angles (sur la ligne des faisceaux *f*).

Cette disposition se retrouve dans les entre-nœuds supérieurs au quatrième.

Tous ces faisceaux ont la structure normale des faisceaux collatéraux des Dicotylédones.

Ils méritent qu'on les nomme fibro-vasculaires, car ils possèdent tous, extérieurement au liber, un revêtement de fibres.



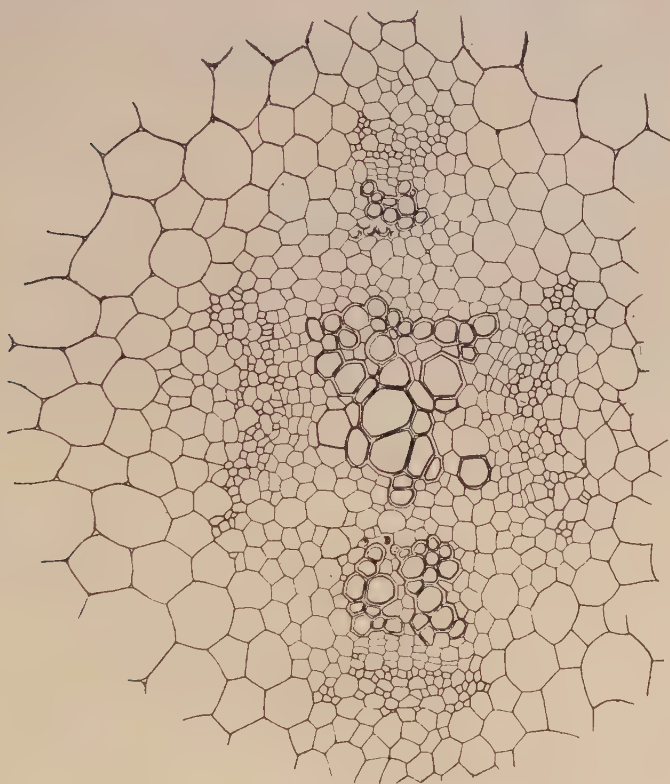
T. II. *Vicia sativa.* — Plantule 1. Cylindre central du premier entre-nœud.

Dans les trois premiers entre-nœuds, la tige présente bien encore les mêmes parties constituantes. De plus, il existe au milieu du cylindre central deux nouvelles masses ligneuses, à développement centripète, dont les premières trachées sont en regard des pointes des faisceaux.

Cela suffit pour donner à la tige un aspect très particulier.

Dans le 1er entre-nœud d'une plantule très jeune (T. II), on observe le bois centripète, alors que les faisceaux sont

réduits à leur partie libérienne. En termes plus précis, la différenciation ligneuse dans le 1[er] entre-nœud d'une plantule de *Vicia* se fait dans l'ordre suivant :



T. III. *Vicia sativa.* — Troisième entre-nœud.

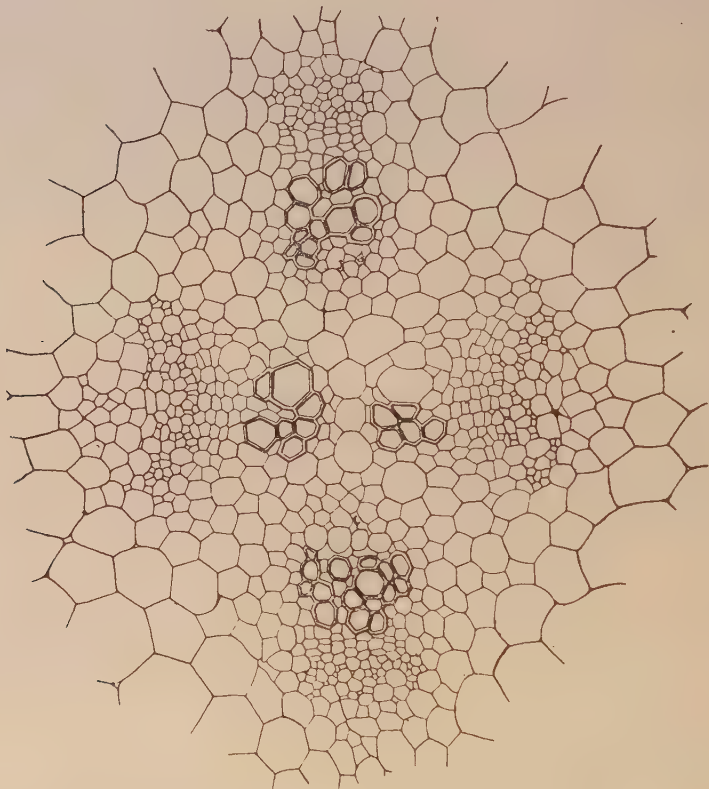
On observe d'abord deux pointements trachéens à partir desquels le bois se différencie dans les directions centripètes.

Plus tard, de part et d'autre des éléments centripètes formés, apparaissent en ordre centrifuge d'autres éléments qui vont constituer la partie ligneuse des faisceaux.

Dans le 2[e] entre-nœud, les pôles centripètes ne sont plus

au contact des pôles centrifuges ; cela correspond à une réduction de la puissance des formations centripètes.

Cette réduction est plus marquée encore dans le 3e entre-nœud (T. III).



T. IV. *Vicia sativa.* — Quatrième entre-nœud.

Mlle Goldschmidt (1) signale l'existence du bois centripète dans le 4e entre-nœud ; il est peu marqué (T. IV), même chez des plantules ayant de 7 à 8 entre-nœuds bien développés.

Comme autres particularités relatives aux plantules de *Vicia*, il faut encore signaler :

(1) *Loc. cit.*

1° Le développement considérable du liber des faisceaux, même sur des plantules très jeunes, où le bois de ces faisceaux n'est pas encore différencié ;

2° La présence dans le 1er entre-nœud d'un endoderme très net formé, comme celui d'une racine, par une file de cellules à parois latérales plissées.

b) *Course des faisceaux.* — Pour avoir une idée plus exacte des rapports que présentent entre eux les divers éléments de cette tige complexe, j'ai étudié au moyen de séries de coupes le trajet des faisceaux dans les nœuds.

1° *Faisceaux du cylindre central.* — Il n'y a pas lieu de distinguer entre les différents nœuds. Le schéma (Pl. XXXVII, fig. 1) s'applique à chacun d'eux. On y voit que les faisceaux *f* proviennent directement des pétioles foliaires. Les deux autres (*a*) sont des faisceaux anastomotiques (faisceaux réparateurs de Gérard).

2° *Faisceaux corticaux.* — Ils forment dans la tige deux cordons continus, qui à chaque nœud s'augmentent de faisceaux venant du pétiole et des stipules.

Schéma (Pl. XXXVII, fig. 2).

3° *Faisceaux fibreux.* — Sur une partie de leur parcours, ils sont en rapport avec les faisceaux foliaires, comme le montre la figure 3 (Pl. XXXVII), qui représente les aspects les plus caractéristiques du passage à un nœud.

Il arrive d'ailleurs que les choses se passent d'une façon moins symétrique que ne l'indique la figure : le petit faisceau fibreux ne se divise pas et passe tout entier, en s'affaiblissant, d'un même côté du cylindre central.

4° *Bois centripète.* — Les formations centripètes traversent les nœuds sans qu'on remarque aucune modification dans leur aspect.

Elles diminuent d'importance au fur et à mesure qu'on s'élève dans la tige, pour disparaître sur les plantules que j'ai étudiées, à peu près au niveau du 4e nœud.

B) *Lathyrus*, *Pisum*, *Ervum*. — La description précédente,

relative au *Vicia sativa*, s'applique aussi à ces trois genres. Il faut cependant faire une remarque relative aux formations centripètes.

Tandis que celles-ci persistent jusqu'au sommet du 3e entre-nœud chez des plantules de *Vicia* ayant de 4 à 6 entre-nœuds, elles disparaissent dès la base du 2e ou le sommet du 1er chez les plantules de *Lathyrus*, *Ervum* et *Pisum*, ayant atteint le même développement.

Il est assez remarquable de constater que chez les 4 genres étudiés, les faisceaux centripètes sont développés seulement dans la région de la tige portant des appendices foliaires très réduits.

Passage de la racine à la tige.

La constitution de la tige étant bien connue, on peut aborder l'étude des rapports qu'elle présente avec la racine. Cette partie est de beaucoup la plus délicate.

M. Gravis (1) a fait ressortir que pour mener à bien un travail de ce genre, on ne peut se contenter d'examiner des plantules à un certain stade de développement, mais qu'il faut étudier des états très jeunes, et les comparer avec des états plus âgés. Car, dit-il : « L'organisation de l'hypocotyle se modifie avec l'âge et révèle l'existence de deux phases physiologiques principales. Dès le début de la germination, les tissus conducteurs se raccordent de façon à assurer le transport dans le cotylédon de l'eau absorbée par la racine, ainsi que le transport des substances plastiques du cotylédon vers la racine qui croît. Plus tard, les tissus conducteurs de la 1re feuille se raccordent à leur tour avec ceux de la racine principale et des radicelles... »

Bien que je me sois inspiré de ces considérations, je n'ai

(1) Gravis : *Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia Virginica*, 1898, p. 32.

pas eu à distinguer entre les deux phases indiquées ci-dessus. A cause du grand développement que présente déjà dans l'embryon la gemmule de *Vicia*, les tissus conducteurs de la 1[re] feuille étaient raccordés avec ceux de la racine sur les plantules les plus jeunes que j'ai étudiées.

Il y aura donc des lacunes dans la description qui suit ; elle demanderait à être complétée par une étude de l'embryon et des tout premiers stades de la germination, étude qui renseignerait sur l'ordre de différenciation des éléments conducteurs lorsque, par suite de l'égalité de leurs diamètres et de l'identité de leur nature, on ne peut dire quel est cet ordre.

L'hypocotyle du Vicia sativa *et de l'*Ervum lens.

Le passage de la racine à la tige se fait exactement de la même manière chez ces deux genres. Il est schématisé (Pl. XXXVIII, fig. 1) au moins pour ce qui concerne la partie ligneuse des faisceaux.

On peut résumer comme suit ce passage : Le faisceau foliaire f_1 (venant de la 1[re] feuille) et le faisceau centripète qui est en regard se continuent par le faisceau radiculaire centripète R_1. Le faisceau cotylédonaire C' se continue par R_2 et le faisceau C par R_3.

Les deux petits faisceaux corticaux s'unissent aux faisceaux C. C' pendant leur trajet dans l'écorce.

Plus tard, le faisceau foliaire f_2 vient se raccorder avec l'un des faisceaux R_2 , R_3 de la racine.

Enfin le faisceau centripète qui est en regard de f_2 se divise radialement un peu au-dessus de l'insertion des cotylédons. Chaque moitié va se raccorder avec l'un des faisceaux R_2, R_3. Je ne l'ai pas représenté dans le schéma, pour éviter la confusion et parce qu'on ne l'observe nettement que chez des plantules ayant au moins 4 entre-nœuds développés, c'est-à-dire relativement âgées.

Je ne me suis pas occupé non plus des faisceaux anastomotiques, encore réduits à leur partie libérienne chez les plantules étudiées.

Quant au trajet des faisceaux libériens, il est suffisamment élucidé par la figure 2, Pl. XXXVIII.

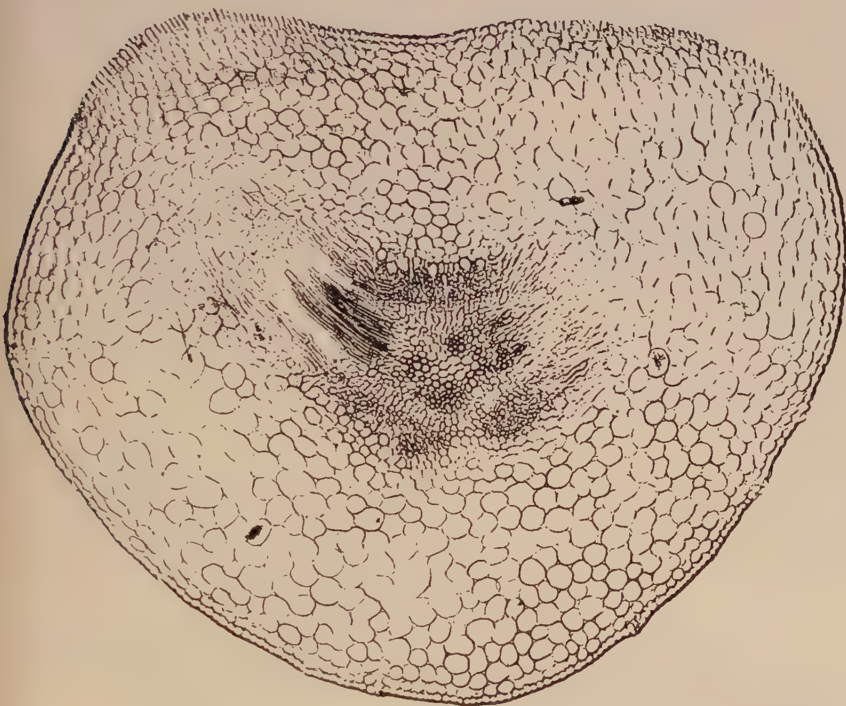


T. V. *Ervum lens*. — Hypocotyle.

Comment se fait, dans l'hypocotyle, le passage de l'orientation centrifuge du bois à l'orientation centripète? Comment se comportent les formations centripètes observées dans la tige?

Pour répondre à cette question, suivons du haut en bas de l'hypocotyle le groupe *centripète centrifuge* f_1. On constate bientôt que la différenciation ne se fait plus aussi nettement

en ordre centripète-centrifuge. De nouveaux éléments apparaissent latéralement ; on arrive à un niveau où, par suite de l'égalité du diamètre des vaisseaux, il est impossible de distinguer dans quel ordre ceux-ci sont apparus. C'est pour



T. VI. *Ervum lens.* — Hypocotyle.

élucider ce point qu'il eût été nécessaire d'étudier le développement à partir de l'embryon lui-même. Plus bas, on assiste progressivement à une différenciation en ordre centripète de plus en plus nette, jusqu'à ce qu'enfin le faisceau prenne l'aspect caractéristique d'un faisceau de racine (T. VII, VI, V).

Ceci pourrait être répété à propos des faisceaux cotylédonaires et des faisceaux R_2, R_3 qui les prolongent.

Entre la base du pétiole cotylédonaire, où l'orientation du bois est encore nettement centrifuge, et le sommet de la racine où elle est nettement centripète, il existe une région où les éléments sont égaux en diamètre et où, à moins d'avoir



T. VII. *Ervum lens.* — Insertion des cotylédons.

suivi le développement avec un très grand soin, il est impossible de dire dans quel ordre la différenciation s'est faite.

L'hypocotyle du Lathyrus *et du* Pisum sativum.

Chez le *Lathyrus* et le *Pisum*, la structure de l'hypocotyle est un peu plus compliquée (Pl. XXXVIII, III). Cette complication est en relation avec la présence dans le pétiole cotylédonaire de trois faisceaux libéro-ligneux, tandis que chez le *Vicia* et l'*Ervum* il n'y en avait qu'un.

Deux de ces faisceaux, occupant la région médiane du pétiole, sont à peu près d'égale importance ; cependant, l'un est toujours plus puissant que l'autre.

Le 3e, très petit relativement aux deux premiers, suit le bord du pétiole. Il manque d'ailleurs dans certains pétioles.

Interprétation de la structure des plantules des Viciées.

Il résulte de l'étude précédente que les quatre genres *Vicia*, *Ervum*, *Lathyrus*, *Pisum*, présentent au point de vue anatomique des analogies remarquables. En particulier, les caractères de l'hypocotyle y sont très constants.

Je me suis surtout attaché jusqu'à présent à décrire aussi exactement que possible les faits observés en les dégageant de toute interprétation. — Je vais maintenant rechercher, parmi les idées qui ont été émises relativement au passage de la tige à la racine, celles qui me paraissent le mieux rendre compte de ces faits, et essayer d'interpréter la présence du bois centripète au-dessus des cotylédons.

D'après Gérard (1), les trois faisceaux de la racine se coupent transversalement. La partie externe de R pénètre dans la tige en subissant une *rotation* de 180° et constitue le faisceau foliaire f_1.

La partie interne de R_1 pénètre aussi dans la tige, mais ne subit pas de rotation ; elle constitue le faisceau centripète opposé à f_1.

Les parties internes de R_2 et R_3 se comportent comme la partie interne de R_1 et forment par leur union le faisceau centripète opposé à f_2 (Pl. XXXVIII).

Les parties externes de ces faisceaux pénètrent dans les cotylédons en subissant une rotation de 180°.

(1) *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (Ann. des Sc. naturelles, Botanique, VIIe série, t. II, 1880, p. 345-354).

Mlle Goldschmidt (1) explique aussi que l'axe hypocotylé est le siège d'une rotation anatomique.

Enfin cette théorie de la rotation des faisceaux, adoptée par Van Tieghem (2), est devenue classique.

Or ce terme de rotation laisse supposer que dans une série de coupes à travers l'axe hypocotylé, la figure d'un faisceau se conserve la même, l'orientation seule de ce faisceau changeant d'une coupe à l'autre.

Un coup d'œil jeté sur les figures suffit pour montrer que cela n'a pas lieu.

Quel sens faut-il donc attribuer à ce terme de rotation ?

Même si on convient qu'il n'exprime que deux orientations extrêmes du faisceau, son emploi entraîne encore cette conséquence que le faisceau cotylédonaire ou foliaire centrifuge, et le faisceau centripète qui lui fait suite sont une seule et même formation. Il est difficile d'admettre ceci après les travaux de M. Dangeard et ceux plus récents de Chauveaud.

M. Dangeard (3), comparant les formes végétales, depuis les plus simples jusqu'à celles des Angiospermes, a été conduit à considérer la plante supérieure comme formée par la réunion d'individualités toutes semblables entre elles, les feuilles, et à interpréter la racine comme une tige privée de la partie appendiculaire de ses parties constituantes (phytons). Cette théorie, dont on trouve le germe dans un ouvrage de Gaudichaud, conduit tout naturellement à étudier les *rapports* que présentent entre eux les appareils conducteurs des diverses individualités foliaires.

En particulier, dans une plantule, on aura à envisager d'abord les rapports des faisceaux cotylédonaires avec ceux de la racine ; puis les rapports avec les faisceaux de la racine, de ceux qui viennent de la 1re feuille, etc.

(1) *Loc. cit.*

(2) *Traité de Botanique*, 2e édition, p. 780.

(3) Dangeard : *Recherches de morphologie et d'anatomie végétales* (le Botaniste, 1re série, p. 175).

M. Dangeard (1) a montré sur de nombreux exemples que le raccord des tissus conducteurs des cotylédons et des 1res feuilles avec ceux de la racine explique les aspects multiples décrits par Gérard dans le passage de l'orientation centripète du bois à l'orientation centrifuge.

Les considérations précédentes s'appliquent parfaitement au cas des Viciées. Bien que celles-ci présentent par leurs formations centripètes une exception au mode général d'union de la racine et de la tige décrit par Dangeard, leur hypocotyle apparaît comme une région de raccord, qu'il serait vain de vouloir délimiter nettement, région dans laquelle les faisceaux des cotylédons et des 1res feuilles viennent se mettre en contact avec ceux de la racine, et assurer la continuité du système conducteur dans la plante.

Le bois centripète que l'on rencontre chez les Viciées au-dessus des cotylédons doit-il être considéré, ainsi que le fait Gérard, comme un résidu des faisceaux de la racine qui a pénétré dans la tige ? Cela n'a pas de sens pour qui adopte la théorie dont je viens d'esquisser les grandes lignes.

Ceux qui la nient sont-ils fondés pour cela à dire que la racine se poursuit dans la tige jusqu'à un certain niveau ?

Je vais essayer de répondre à cette question.

Dans ces dernières années, de nombreux travaux sur l'anatomie des plantules ont révélé l'existence de formations ligneuses centripètes dans des régions où on était loin de les soupçonner.

Hill (2) a observé à la base du cotylédon de nombreuses Pipéracées une disposition alterne des éléments libéro-ligneux et un développement centripète du bois. Au sommet du cotylédon, au contraire, les éléments libériens et ligneux sont superposés; la différenciation du bois se fait en ordre

(1) *Recherches sur le mode d'union de la racine à la tige chez les Dicotylédones* (le Botaniste, 1re série, p. 75).

(2) Hill: *On the seedling structure of certain Piperales* (Annals of Botany, vol. XX, no LXXVIII, avril 1906).

centrifuge. — Hill explique le changement d'orientation par une rotation de 180°.

Chauveaud (1) a étudié avec grand soin et exposé avec beaucoup de clarté le passage de la disposition alterne à la disposition superposée du bois et du liber dans la racine. — Il a montré que le développement complet de l'appareil vasculaire dans une racine se fait dans l'ordre suivant :

1° Vaisseaux centripètes alternes aux tubes criblés (structure primaire).

2° Vaisseaux intermédiaires situés de part et d'autre des derniers vaisseaux centripètes (structure intermédiaire).

3° Vaisseaux centrifuges superposés aux tubes criblés (structure secondaire).

Suivant ensuite chez le radis, l'oignon, quelques labiées (2), etc., ce développement de la base au sommet d'un cotylédon, il assiste à une réduction progressive des deux premières phases, la dernière étant réalisée d'emblée au sommet du cotylédon, par suite d'une accélération dans le développement. Pour la même raison, cette dernière phase est la seule observable dès la base de la 1re feuille. M. Chauveaud déduit de là que les premiers vaisseaux qui se différencient en ordre centrifuge dans une feuille ne sont pas primaires au même titre que les premiers vaisseaux centripètes de la racine.

Ainsi, d'une part, le cas des Viciées n'est pas absolument isolé chez les Phanérogames.

(1) Chauveaud : *Sur la structure des plantes vasculaires* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 14 janvier 1901). — *Passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur, avec destruction des vaisseaux centripètes primitifs dans le cotylédon de l'oignon* (Bull. du Muséum d'H. N., 1902, t. VIII, p. 52). — *Sur le passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux à leur disposition superposée dans le Trocart* (Bull. du Muséum, 1901, t. VII, p. 124).

(2) Chauveaud : *Sur la persistance de la structure alterne dans les cotylédons du Lamier blanc et de plusieurs autres Labiées* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 21 mars 1904, t. CXXXVIII, p. 770).

D'autre part, de la succession des états décrits par Chauveaud, je crois qu'il faut conclure ce qui suit :

Dans l'évolution de la plante, les formations centripètes ont précédé les formations centrifuges, puis ces formations ont coexisté, elles coexistent encore dans la racine, tandis que les formations centrifuges seules se sont maintenues dans la tige.

L'étude des cryptogames vasculaires actuelles et fossiles autorise et confirme ces considérations.

On ne trouve dans M[lle] Goldschmidt et dans Gérard nulle trace de comparaison entre les Viciées et les Cryptogames vasculaires, comparaison qui cependant s'impose si l'on cherche à interpréter la présence du bois centripète dans la tige des Viciées.

On sait, en effet, que les formations ligneuses centripètes, qui sont exceptionnelles dans la tige des Phanérogames, se rencontrent régulièrement dans celle des Cryptogames vasculaires.

Les tiges de nombreuses Lycopodinées (1) (*Selaginella*, *Lycopodium*, etc.) ont une structure anatomique rappelant tout à fait celle d'une racine.

Mais il y a mieux encore. Chez des végétaux fossiles voisins des Lycopodinées actuelles : les Sigillaires, les *Poroxylon*, les *Sphenophyllum*, on trouve superposées les formations ligneuses centripètes caractéristiques des Cryptogames vasculaires et les formations centrifuges caractéristiques des Phanérogames (2).

Enfin, cette structure diploxylée est conservée actuellement dans les feuilles des *Cycas*.

Pour ces diverses raisons, il ne me paraît pas juste de considérer les formations centripètes comme caractéristiques de la racine.

(1) Dangeard : *Essai sur l'anatomie des Cryptogames vasculaires* (le Botaniste, 1[re] série, p. 211).

(2) Renault : *Traité de botanique fossile*.

Je crois qu'il faut envisager le bois centripète des Viciées, non pas comme un résidu radiculaire, mais comme un souvenir des formations centripètes qui existaient chez les formes antérieures.

Cette interprétation conviendrait naturellement aux autres cas dans lesquels on a signalé l'existence de bois centripète dans les cotylédons.

REMARQUES AU SUJET DU TRAVAIL PRÉCÉDENT

Par P.-A. DANGEARD

Ce travail a été fait sous notre direction, pendant que nous étions encore professeur à la Faculté des sciences de Poitiers; sa publication a été retardée jusqu'ici, l'auteur, M. Tourneux, ayant dû orienter sa carrière du côté des sciences chimiques.

Nous avons cru devoir imprimer ici ce mémoire, bien que le *Botaniste* soit uniquement destiné à la publication de nos propres recherches : la question du bois centripète touche, en effet, à un point d'anatomie végétale qui nous tient particulièrement à cœur.

Nous avons indiqué autrefois le mode d'apparition des divers organes de la plante aux dépens les uns des autres ; la racine a pris naissance aux dépens de la tige des Cryptogames vasculaires ; tige et rhizome avaient alors la même structure, comme la chose existe encore chez les *Psilotum*.

Plus tard, chez les Diploxylées, le bois centrifuge est apparu dans la tige ; les deux formations ont coexisté pendant quelque temps, puis il y a eu disparition progressive du bois centrifuge ; on sait qu'il en reste encore des traces dans les feuilles de *Cycas*.

Or, selon nous, la plantule des Monocotylédones, et surtout celle des Dicotylédones, a conservé des caractères ancestraux très nets ; autrefois, le bois centrifuge de la tige se continuait directement avec celui de la racine ; mais alors que, plus tard, il a disparu complètement dans la tige ordinaire et les rameaux, des traces ont persisté dans les cotylédons et l'axe hypocotylé. C'est là l'unique explication logique du caractère de la plantule des Viciées, et nous serions

bien aise d'avoir sur ce point l'avis de ceux qui enseignent encore la théorie de la rotation des faisceaux dans l'axe hypocotylé.

Ce sont les raisons pour lesquelles nous avions indiqué ce sujet d'études ; nous espérions que l'auteur pourrait étendre ses investigations à de nombreuses plantules ; nous prévoyions de ce côté de nombreuses découvertes ; la partie théorique offrait un intérêt considérable.

Il est regrettable pour la science botanique que l'auteur, M. Tourneux, qui montrait des dispositions très remarquables pour les recherches d'anatomie végétale, se soit trouvé obligé d'abandonner cette voie ; elle fournira, nous en sommes certain, à celui qui reprendra cette étude de la plantule dans les diverses familles de Gymnospermes et d'Angiospermes, une mine très riche d'observations intéressantes, et des données sérieuses sur l'évolution de ces groupes et leur point de contact avec les Ptéridophytes.



Poitiers. — Société française d'Imprimerie

a

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les planches représentant des détails histologiques ont été dessinées à la chambre claire, avec un apochromatique Zeiss ; elles ont subi une légère réduction pour la photogravure ; les dimensions exactes des éléments ou des cellules sont en général indiquées dans le texte.

PLANCHE I

Amœba limax v^{té} α.

Fig. 1, 2, 3. — Forme ordinaire de l'espèce : formation de la vacuole contractile.

Fig. 4, 5, 6. — Déformation du corps.

Fig. 7. — Bactéries à l'intérieur des vacuoles nutritives.

Fig. 8-10. — Individus à deux noyaux.

Fig. 11-12. — Aspect anormal d'un individu.

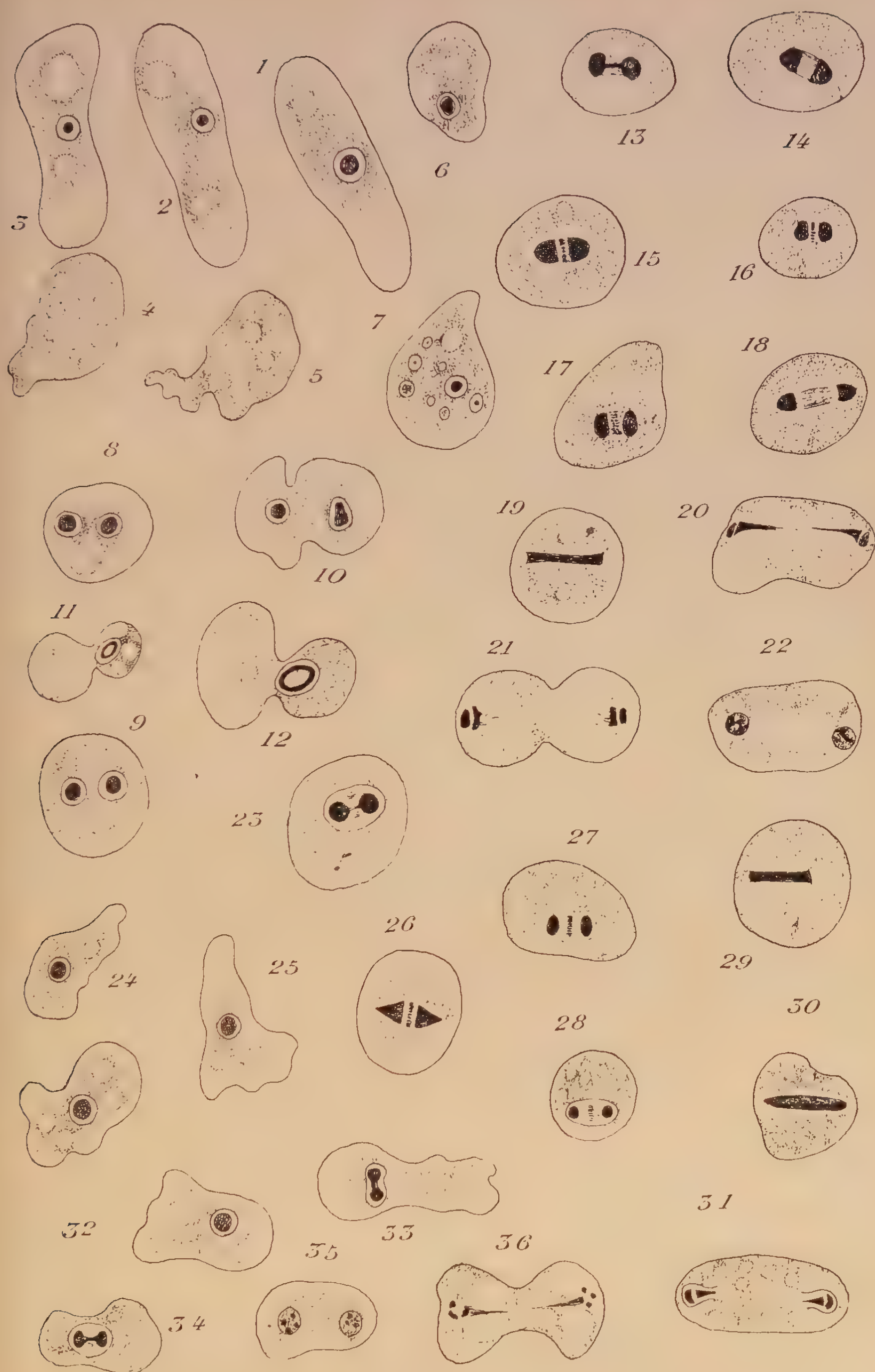
Fig. 13-16. — Division du noyau de la prophase au stade de la plaque équatoriale.

Fig. 17-22. — Division du noyau après bipartition des chromosomes jusqu'au dernier stade de l'anaphase.

Fig. 23. — Division du nucléole et apparition des chromosomes.

Fig. 24-31. — Développement d'une forme plus petite présentant exactement les mêmes stades de division nucléaire.

Fig. 32-36. — Autre forme dans laquelle la chromatine se séparait en plusieurs fragments au stade de l'anaphase.



Amœba limax, variété α.

PLANCHE II

Amœba limax v^{té} γ.

Fig. 1-8. — L'aspect ordinaire des individus.

Fig. 9-14. — Déformations successives du corps dans l'espace d'une minute.

Fig. 15-18. — Structure annulaire du nucléole.

Fig. 19-20. — Stade de la plaque équatoriale et anaphase.

Fig. 21. — Un kyste ; le nucléole a conservé sa structure annulaire.

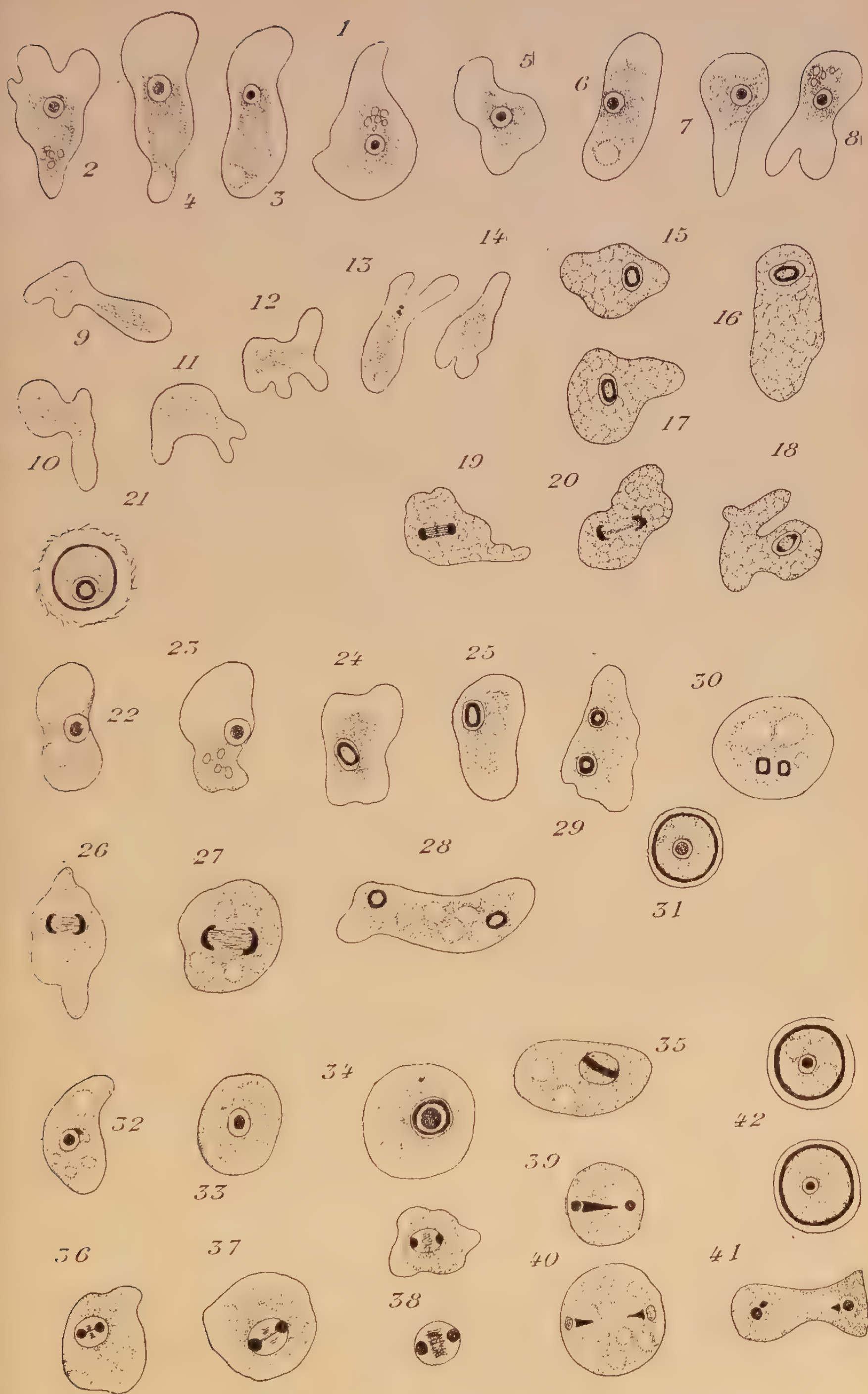
Amœba limax v^{té} δ.

Fig. 22-31. — Dans cette variété, le nucléole possède également la structure annulaire ; mais nous n'avons pas vu de chromosomes lors de la division.

Amœba limax v^{té} β.

Fig. 32-40. — Structure des noyaux et division nucléaire ; les chromosomes se voient nettement au stade de la plaque équatoriale : ils sont fibrillaires.

Fig. 42. — Deux kystes de cette variété.



Amœba limax, variété γ, 1-21 ; variété δ, 22-31 ; variété β, 32-42.

PLANCHE III

Amœba Gleichenii. Duj.

Fig. 1-5. — Aspect ordinaire de l'espèce.

Fig. 6-8. — Trois stades de la téléomitose pendant la bipartition du corps.

Fig. 9-15. — Stades de la prophase lors de l'enkystement ; disparition du nucléole et différenciation des chromosomes.

Fig. 16. — Stade de la plaque équatoriale.

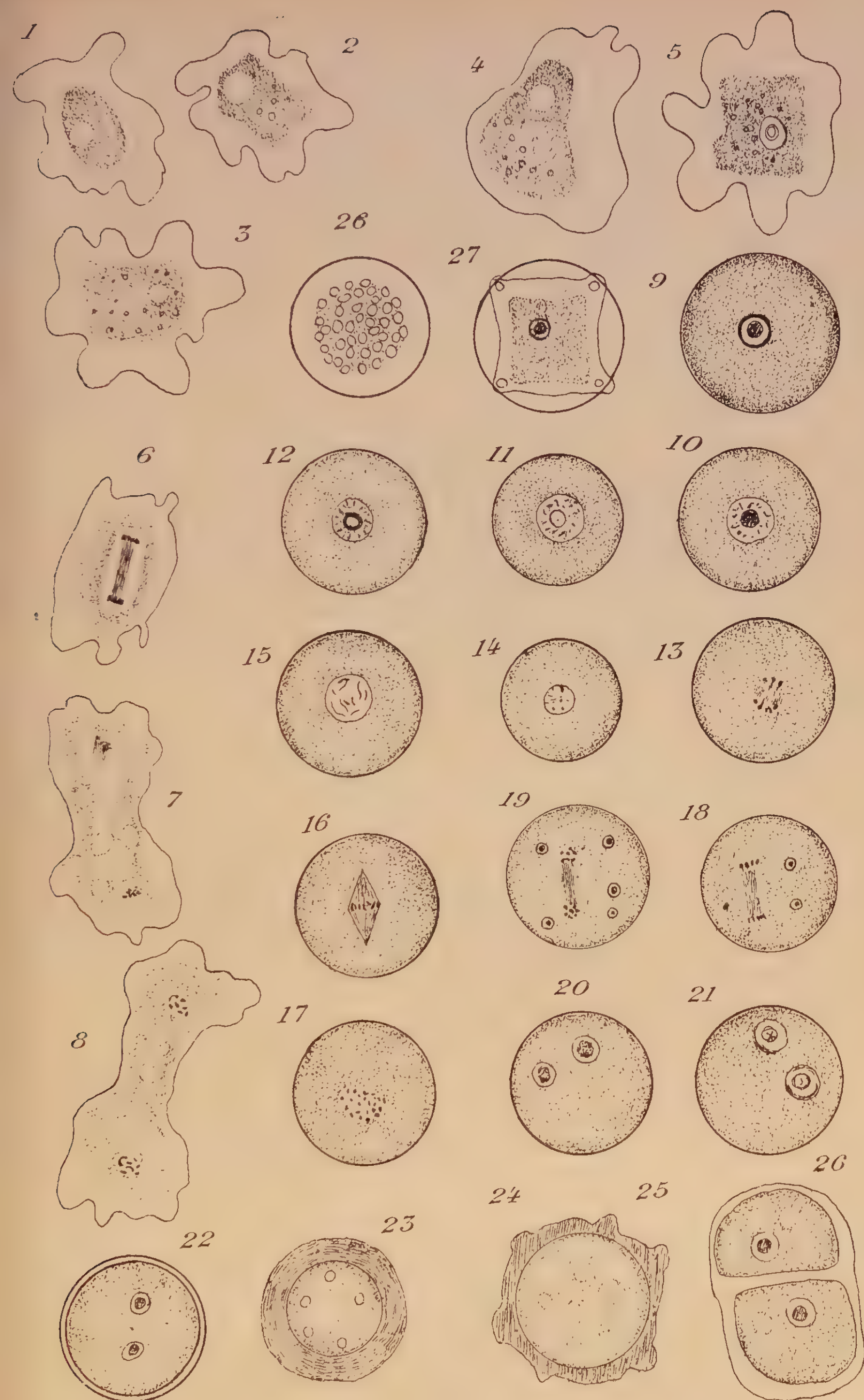
Fig. 17. — Plaque équatoriale vue de face.

Fig. 18-19. — Stade tonnelet ; présence de chromidies dans le kyste.

Fig. 20-22. — Les deux noyaux provenant de la mitose.

Fig. 23-24, 27. — Kystes avec membrane épaissie sous différents aspects.

Fig. 26. — La germination de l'un de ces kystes.



Amœba Gleichenii.

PLANCHE IV

Amœba Chattoni sp. nov.

Fig. 1-9. — Les changements de forme présentés par cette espèce dans l'espace de six à sept minutes.

Fig. 10. — Individu avec son noyau nucléolé.

Fig. 11. — Un stade tonnelet très net avec 4 ou 6 chromosomes.

Fig. 12, 18. — Les stades successifs de l'enkystement ; formation des chromidies et leur disparition dans le kyste mûr.

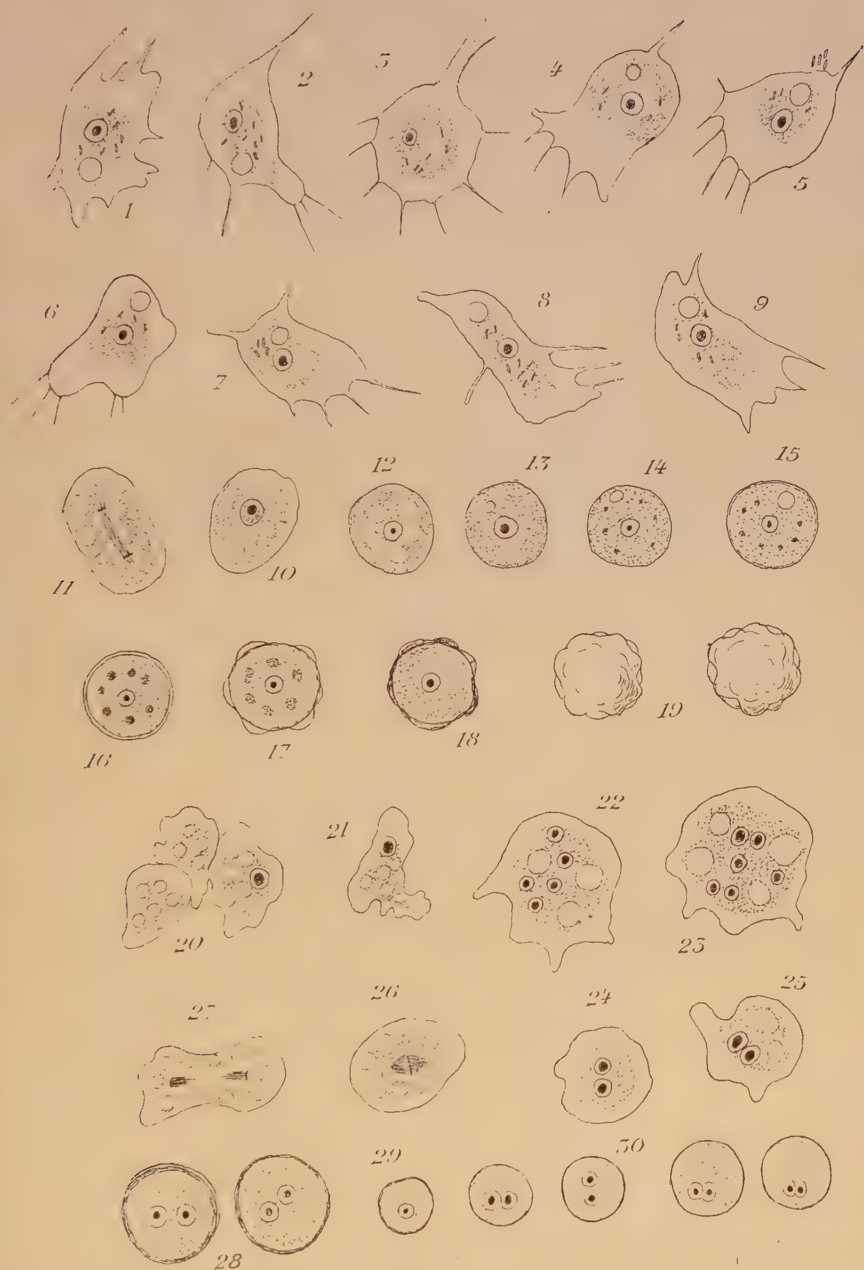
Fig. 19. — Kystes mûrs à surface mamelonnée.

Amœba paradoxa sp. nov.

Fig. 20-25. — Amibes à un ou plusieurs noyaux.

Fig. 26-27. — Stade de la plaque équatoriale et stade tonnelet.

Fig. 28-30. — Kystes à diamètre variable, souvent binucléés.



Amœba Chattoni, 1-19 ; *Amœba paradoxa*, 20-30.

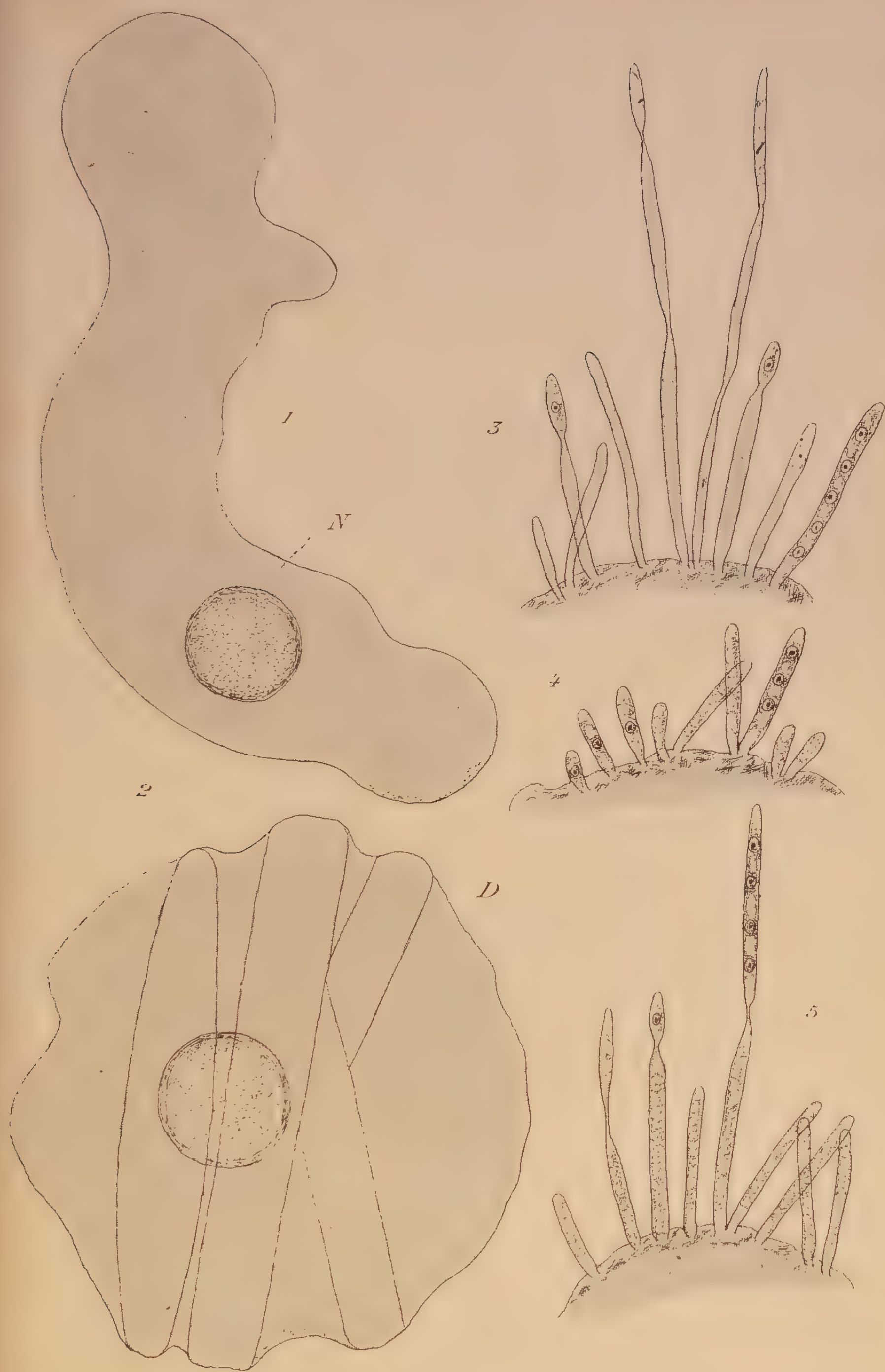
PLANCHE V

Pelomyxa vorax sp. nov.

Fig. 1. — L'Amibe sous la forme allongée avec son gros noyau compact.

Fig. 2. — Amibe sous la forme arrondie avec quatre très grosses Diatomées.

Fig. 3-5. — Les filaments de l'*Amœbophilus Penardi* sp. nov. fixés à la surface du *Pelomyxa*.



Pelomyxa vorax.

PLANCHE VI

Labyrinthula Zopfii sp. nov.

Fig. 1-4. — Les modifications d'aspect d'une colonie, dans l'espace d'un quart d'heure.

Fig. 5. — Une autre colonie en relation avec les cellules d'un *Chalamydomonas.*

Fig. 6, 7, 8. — Individus isolés ; deux ont ingéré une Chlorelle.

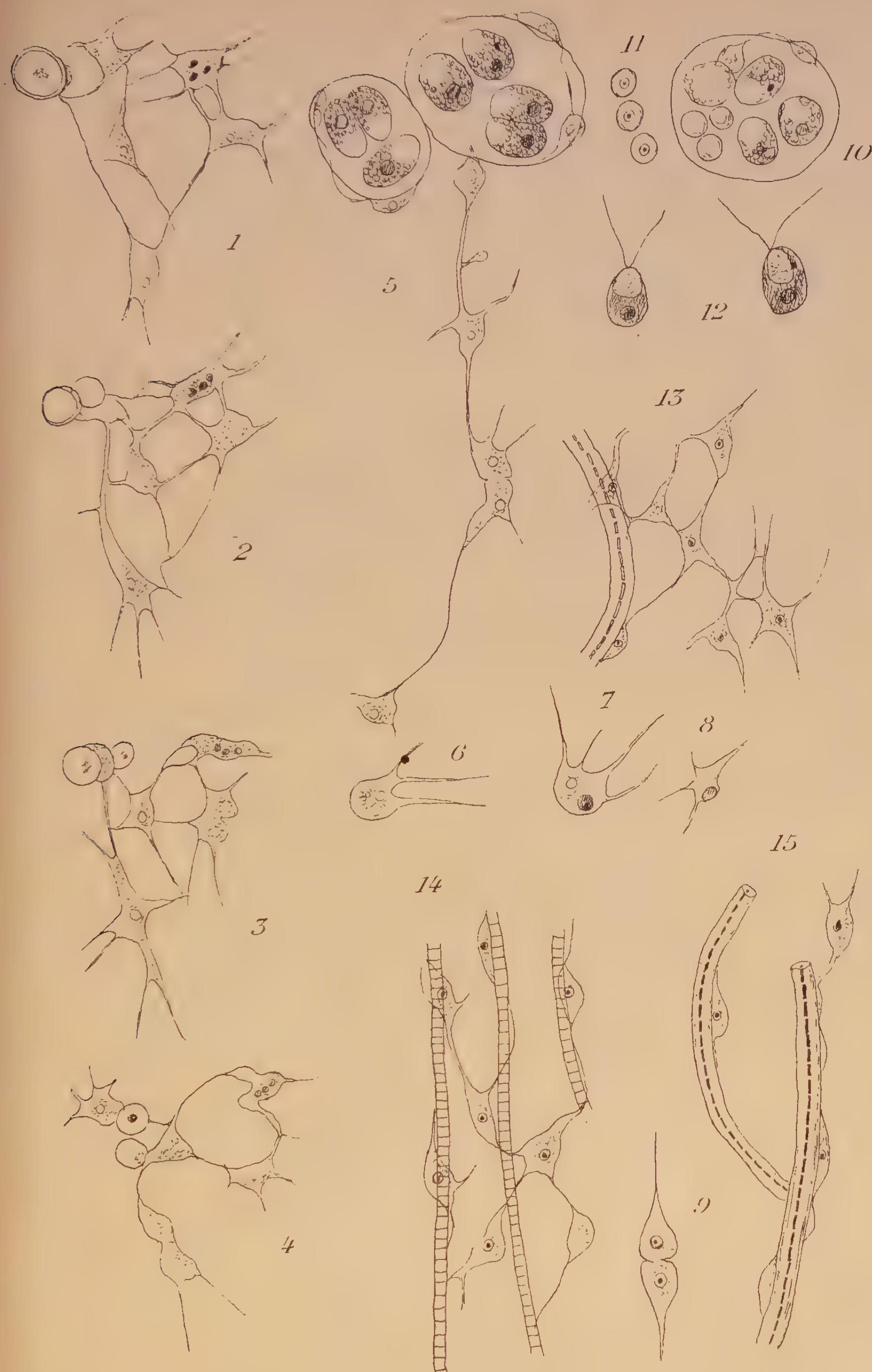
Fig. 9. — La bipartition d'un individu d'une colonie.

Fig. 10. — Sporange de *Chlamydomonas* renfermant à son intérieur des individus enkystés.

Fig. 11. — Kystes avec leur petit noyau nucléolé central.

Fig. 12. — Zoospores du *Chlamydomonas.*

Fig. 13-15. — *Labyrinthula* vivant sur des Bactéries ferrugineuses.



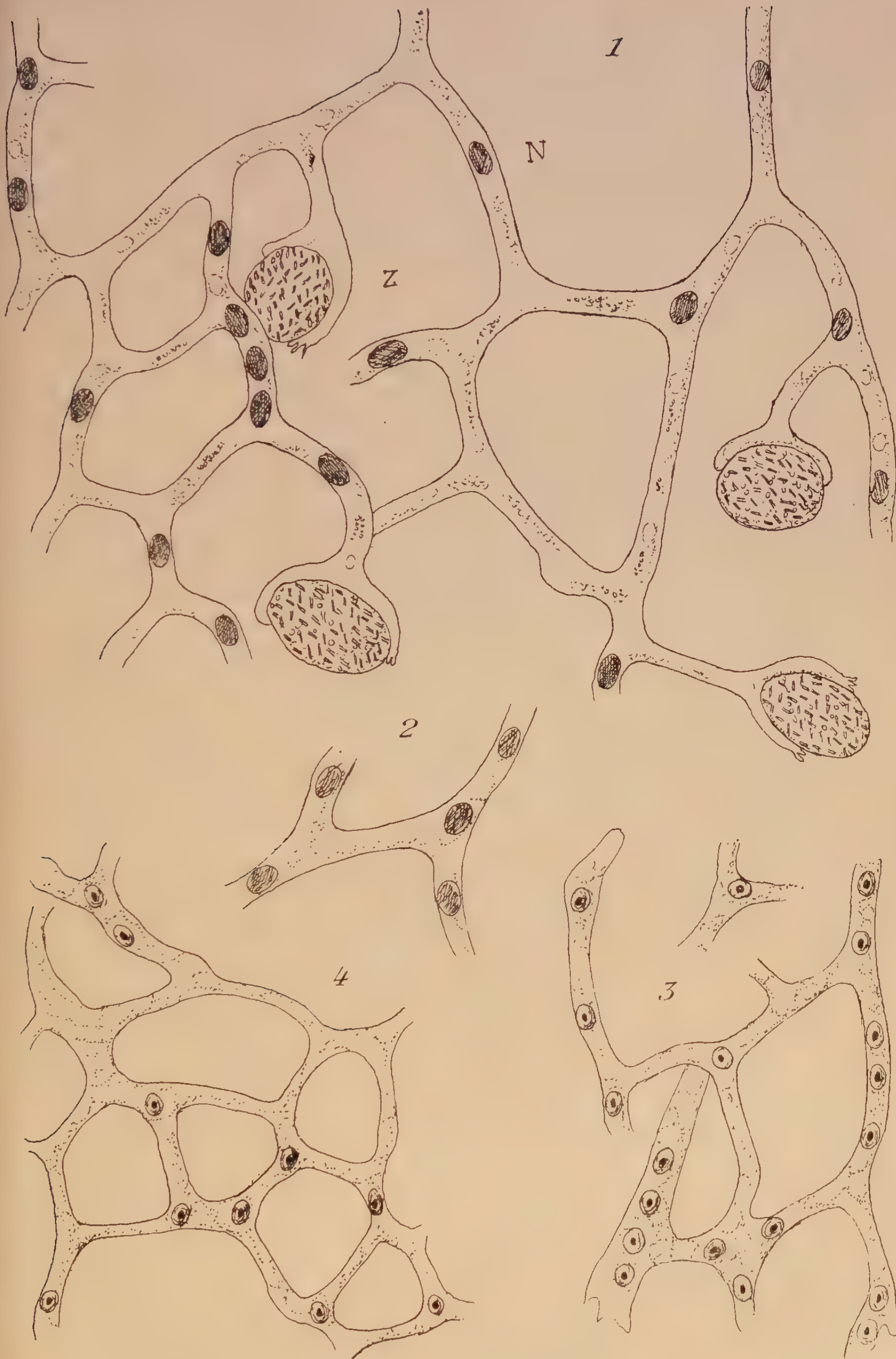
Labyrinthula Zopfii.

PLANCHE VII

Gymnophrydium hyalinum Dang.

Fig. 1-2. — Le réseau de protoplasma et colonies de bactéries servant à la nutrition du rhizopode : noyaux à l'intérieur des filaments.

Fig. 3-4. — Un second individu avec noyaux nucléolés.



Gymnophrydium hyalinum.

PLANCHE VIII

Cochliopodium bilimbosum Auerbach.

Fig. 1-5. — Différents aspects des individus.

Fig. 6-10. — Structure des noyaux.

Fig. 11-12. — Deux stades de la plaque équatoriale.

Fig. 13-14. — Deux stades tonnelet.

Fig. 15. — Les deux plaques chromatiques après leur séparation : l'une se présente de face et l'autre de profil.

Fig. 16. — Les deux plaques chromatiques sont vues de face,

Fig. 17-18. — Individus avec corpuscules brillants en bâtonnets.

Fig. 19. — Membrane granuleuse.

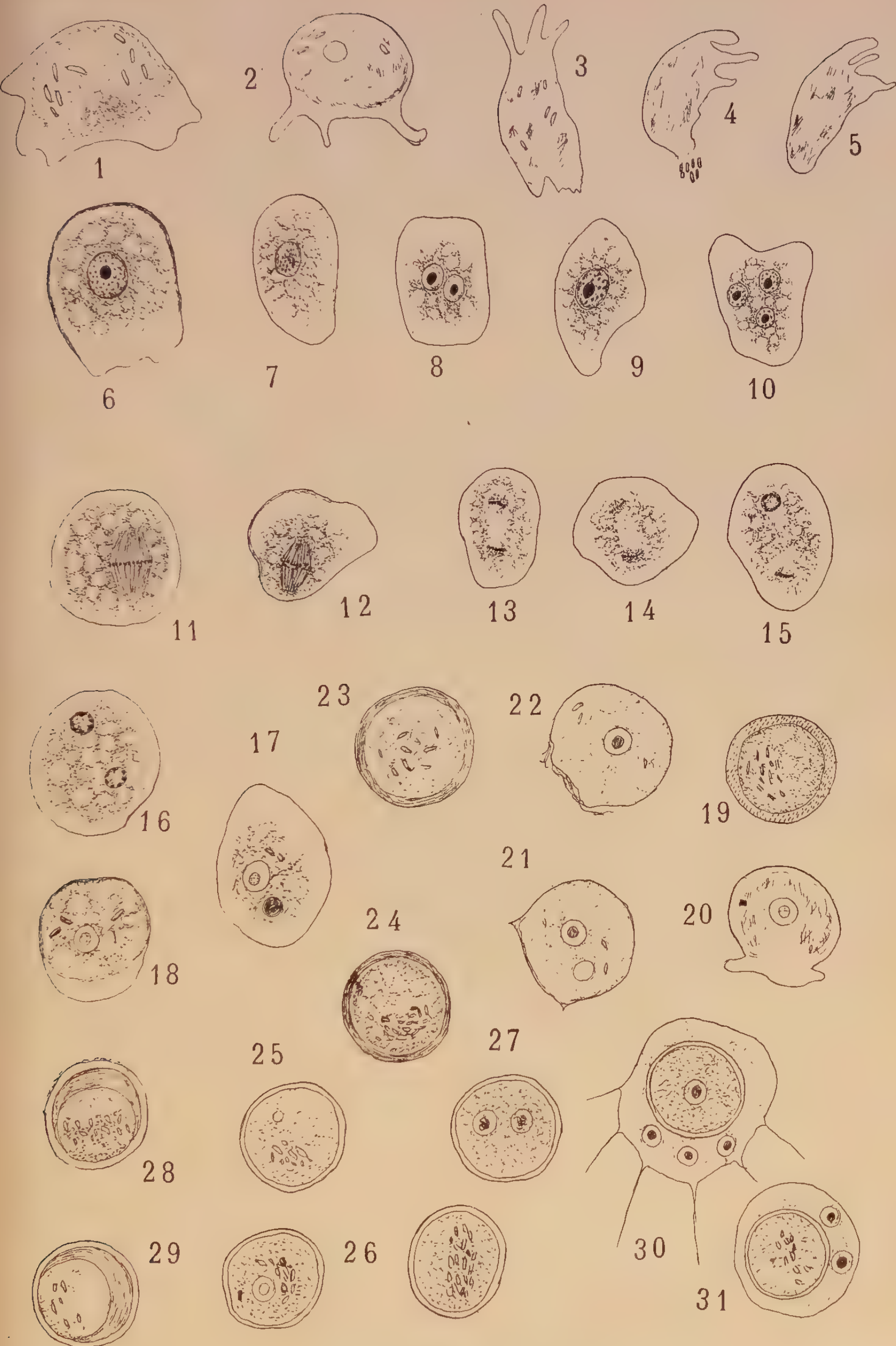
Fig. 20-26. — Les stades successifs de l'enkystement.

Fig. 27. — Un kyste à deux noyaux.

Fig. 28-29. — Le protoplasma des kystes s'est contracté, abandonnant une couche de gélatine à stries concentriques.

Fig. 30. — *Nuclearia delicatula* ayant englobé un kyste de *Cochliopodium.*

Fig. 31. — *Id.*

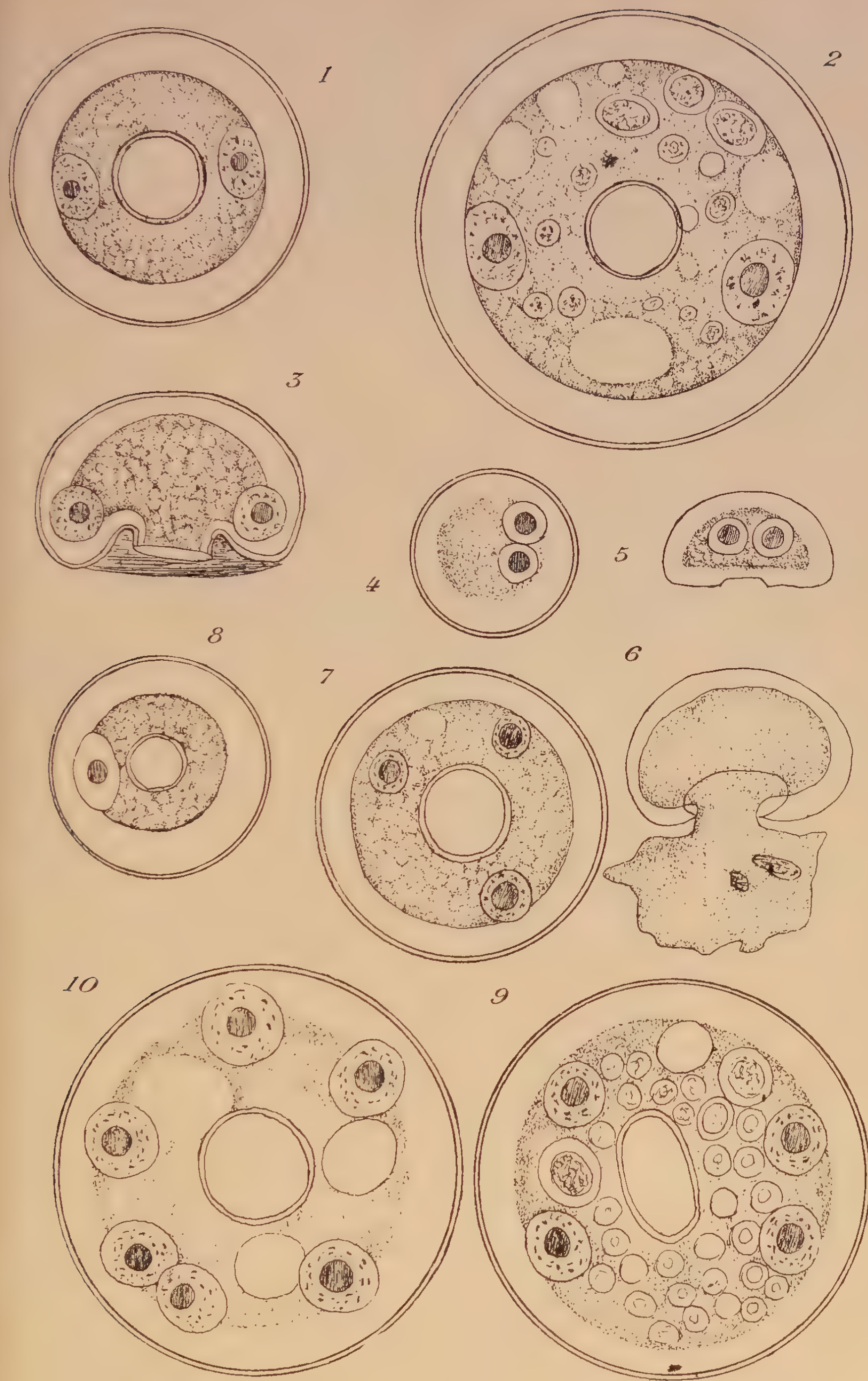


Cochliopodium bilimbosum.

PLANCHE IX

Arcella vulgaris Ehrb.

Fig. 1. — Individu vu de face avec ses deux noyaux.
Fig. 3. — Individu vu de profil.
Fig. 2. — Individu plus gros, avec nombreuses proies ingérées.
Fig. 4-5. — Une Arcelle de petite taille vue de face et de profil.
Fig. 6. — Une Arcelle avec protoplasme s'étalant au dehors.
Fig. 7 — Individus possédant trois noyaux.
Fig 8. — Individu uninucléé.
Fig. 9. — Individu très gros possédant quatre noyaux et renfermant de nombreuses proies ingérées.
Fig. 10. — Individu ayant six noyaux dans son protoplasme.



Arcella vulgaris.

PLANCHE X

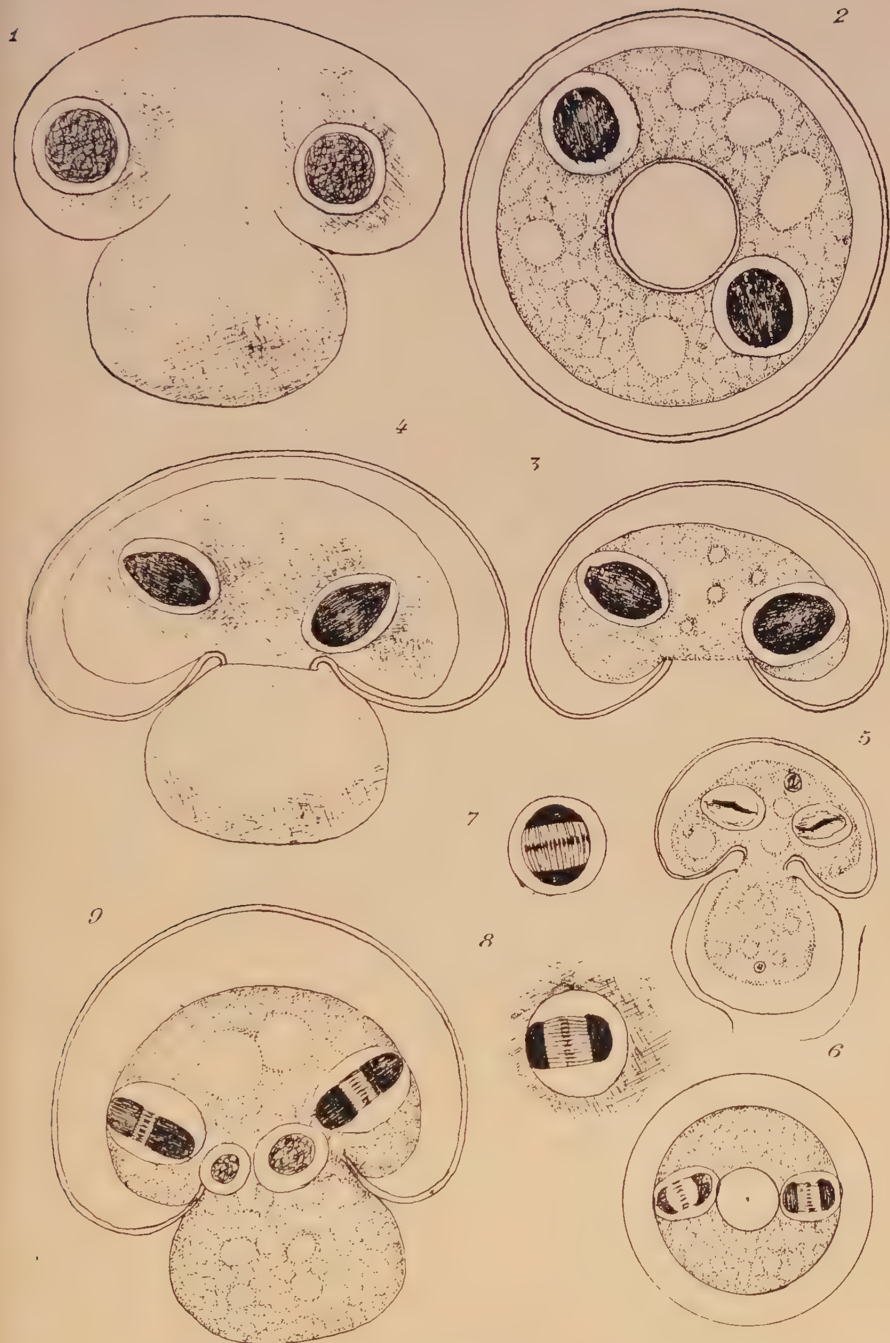
Arcella vulgaris Ehrb.

Fig. 1-2 — Noyaux à la prophase ; la substance nucléolaire s'est répandue dans le nucléoplasme.

Fig. 3-4-5. — *Id.* ; ces noyaux commencent à s'allonger ; la substance nucléolaire va s'accumuler aux deux pôles.

Fig. 6-8. - Noyaux au stade de la plaque équatoriale.

Fig. 9. — A ce stade, les noyaux s'orientent de façon à pouvoir envoyer une de leurs moitiés dans le bourgeon.



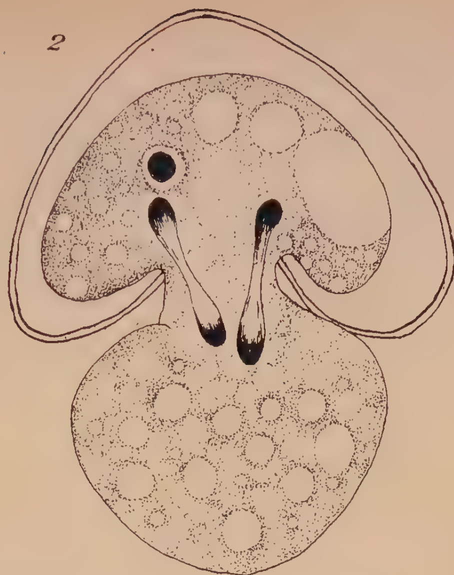
Arcella vulgaris.

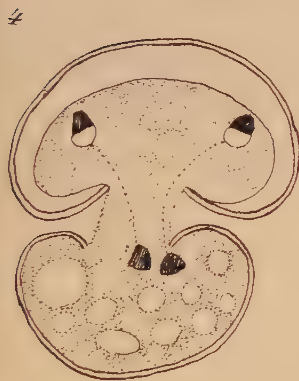
PLANCHE XI

Arcella vulgaris Ehrb.

Fig. 1-5. — Stade tonnelet au moment du bourgeonnement.
Fig. 2-3. — La mitose conjuguée des noyaux à l'anaphase.
Fig. 4-6. — Derniers stades de l'anaphase.













Arcella vulgaris.

PLANCHE XII

Arcella vulgaris Ehrb.

Fig. 1-2. — Derniers stades de l'anaphase et reconstitution des nouveaux noyaux dans la cellule-mère et le bourgeon.

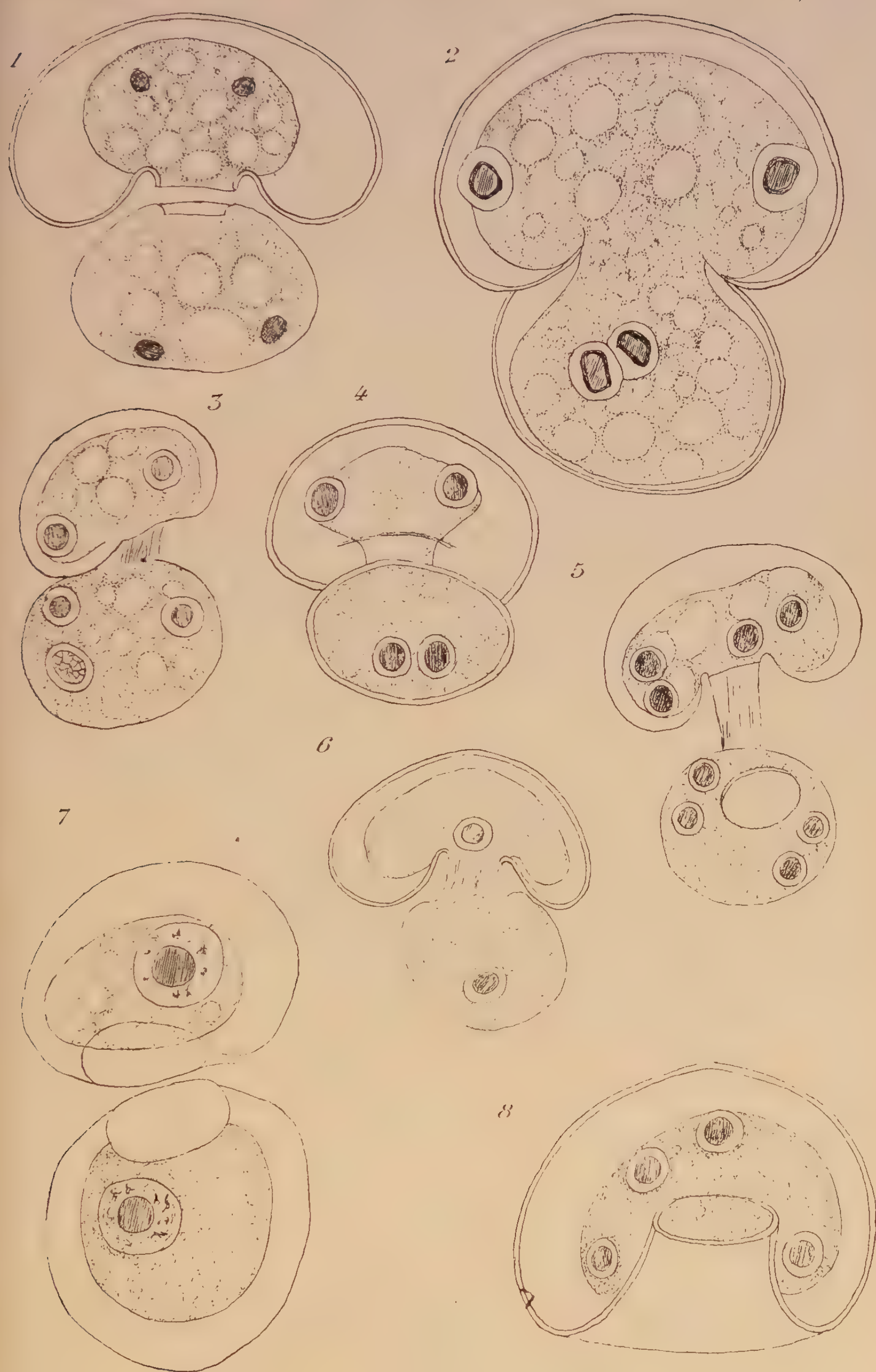
Fig. 3-4. — Les noyaux au moment de la séparation d'avec la cellule-mère.

Fig. 5. — La mitose conjuguée avec une Arcelle à quatre noyaux.

Fig. 6. — Bourgeonnement d'une Arcelle uninucléée.

Fig. 7. — *Id.* à un état plus avancé.

Fig. 8. — Individu de forme anormale possédant quatre noyaux.



Arcella vulgaris.

PLANCHE XIII

Arcella vulgaris Ehrb.

Fig. 1-5. — Individus de forme anormale possédant un nombre variable de noyaux.

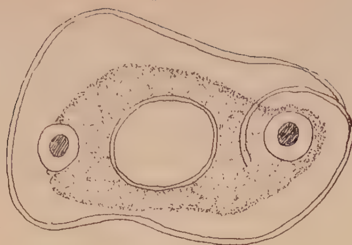
Fig. 6. — Arcelle avec son bourgeon ; l'un des noyaux est entré en dégénérescence et forme un amas irrégulier de chromatine ; le second noyau dont la structure dans le dessin n'a pas été donnée, à la suite d'une erreur, se trouvait au stade de la prophase.

Fig. 7. — Un des nombreux cas dits de « plasmogamie » qui se rencontrent dans les cultures.

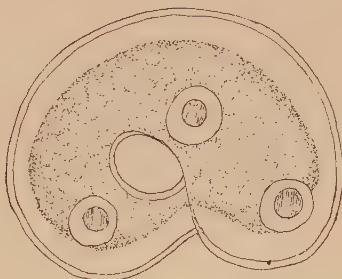
2

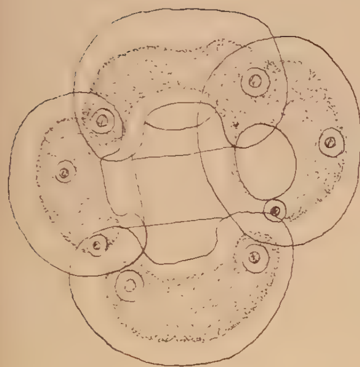
1





3





4

7



6

5





Arcella vulgaris.

PLANCHE XIV

Lecythodytes paradoxus Dang.

Fig. 1-4. — Le *Chromulina Rosanoffii.*

Fig. 5. — La formation des kystes de cette espèce à la surface de l'eau, d'après Woronin.

Fig. 6-9. — Kystes de *Chromulina* avec le parasite.

Fig. 10-11. — Les kystes renferment chacun deux parasites.

Fig. 12-17. — Etat plus avancé du *Lecythodytes* à l'intérieur de la cellule hospitalière.

Fig. 18. — Un kyste de *Chromulina* en bipartition.

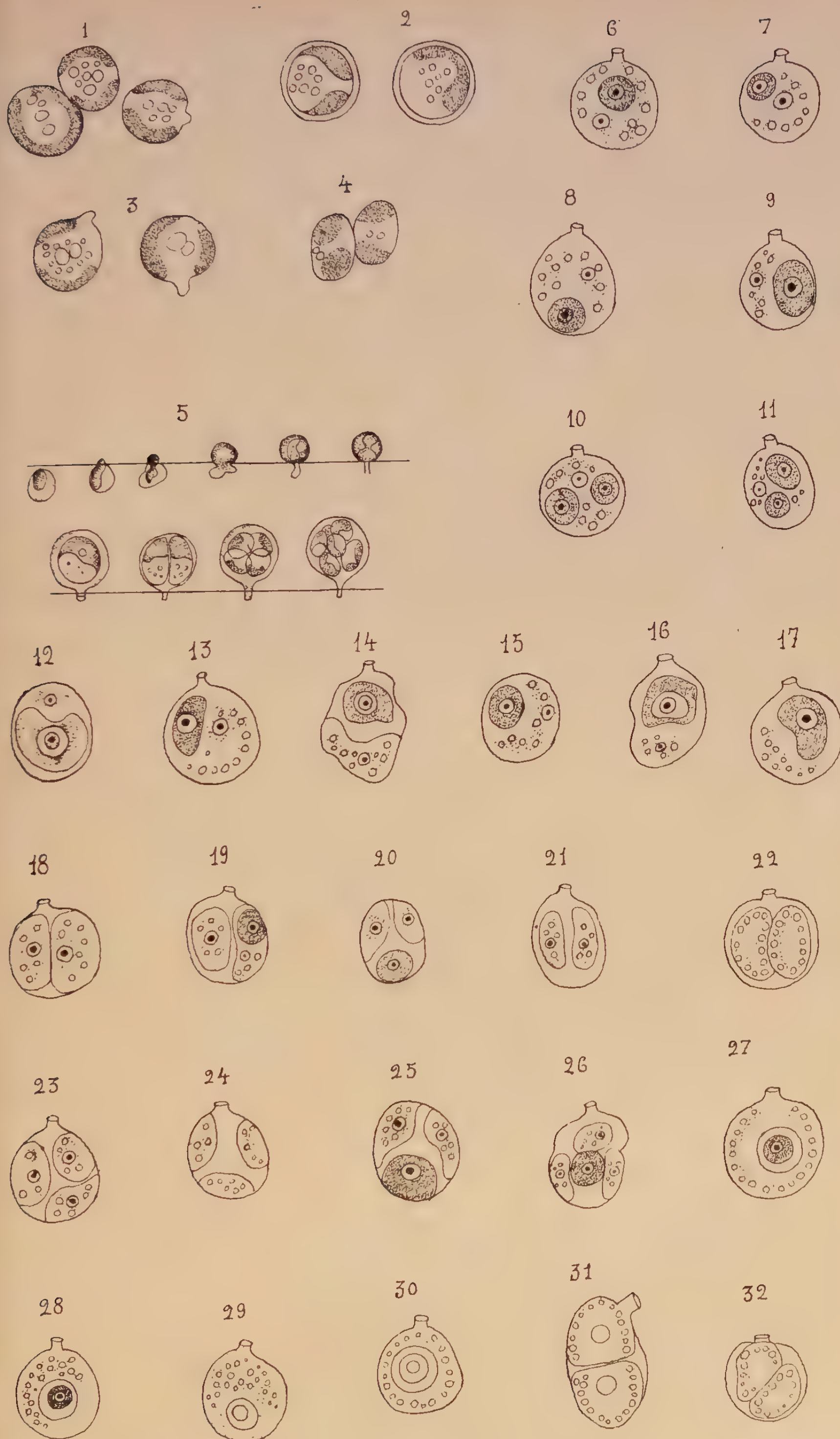
Fig. 19-20. — *Id.*, avec le parasite.

Fig. 22-24. — Kystes de *Chromulina* en bipartition.

Fig. 25-26. — Le parasite à l'intérieur de ces kystes.

Fig. 27-30. — Autres aspects du parasite.

Fig. 31-32. — Le parasite au moment de la sporulation.



Lecythodytes paradoxus.

PLANCHE XV

Lecythodytes paradoxus Dang.

Fig. 1-13. — Le parasite à l'intérieur de la coque du *Chromulina* ; le noyau occupe l'intérieur d'une chambre.

Fig. 14-23. — Les stades successifs de la sporulation.

Fig. 24-28. — Les sporanges plus ou moins déformés avec leurs spores.

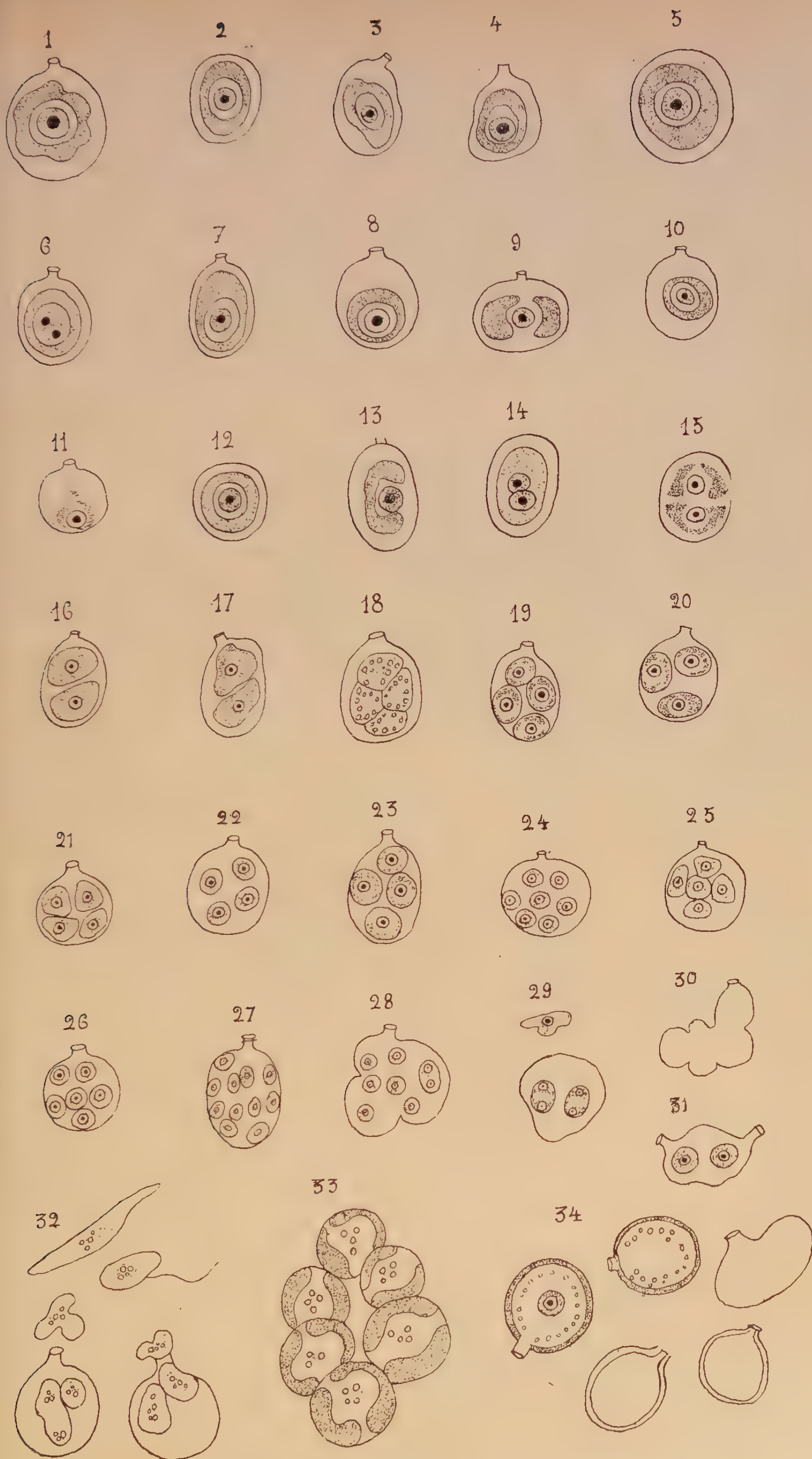
Fig. 29. — Sporange dans lequel deux spores sont binucléées.

Fig. 30. — Sporange très irrégulier.

Fig. 31. — Sporange avec deux ouvertures.

Fig. 32. — Sporange montrant la sortie des zoospores.

Fig. 33. — Chrysomonadinée indéterminée qui a subi également les atteintes du parasite.



Lecythodytes paradoxus.

PLANCHE XVI

Lecythina stercorea Dang.

Fig. 1-6. — Ce rhizopode a une structure identique à celle du *Lecythodytes,* mais il n'est pas parasite ; il vit dans une coque qui lui appartient et ses dimensions sont plus grandes.

Fig. 7-14. — Les divers aspects du noyau avant la division.

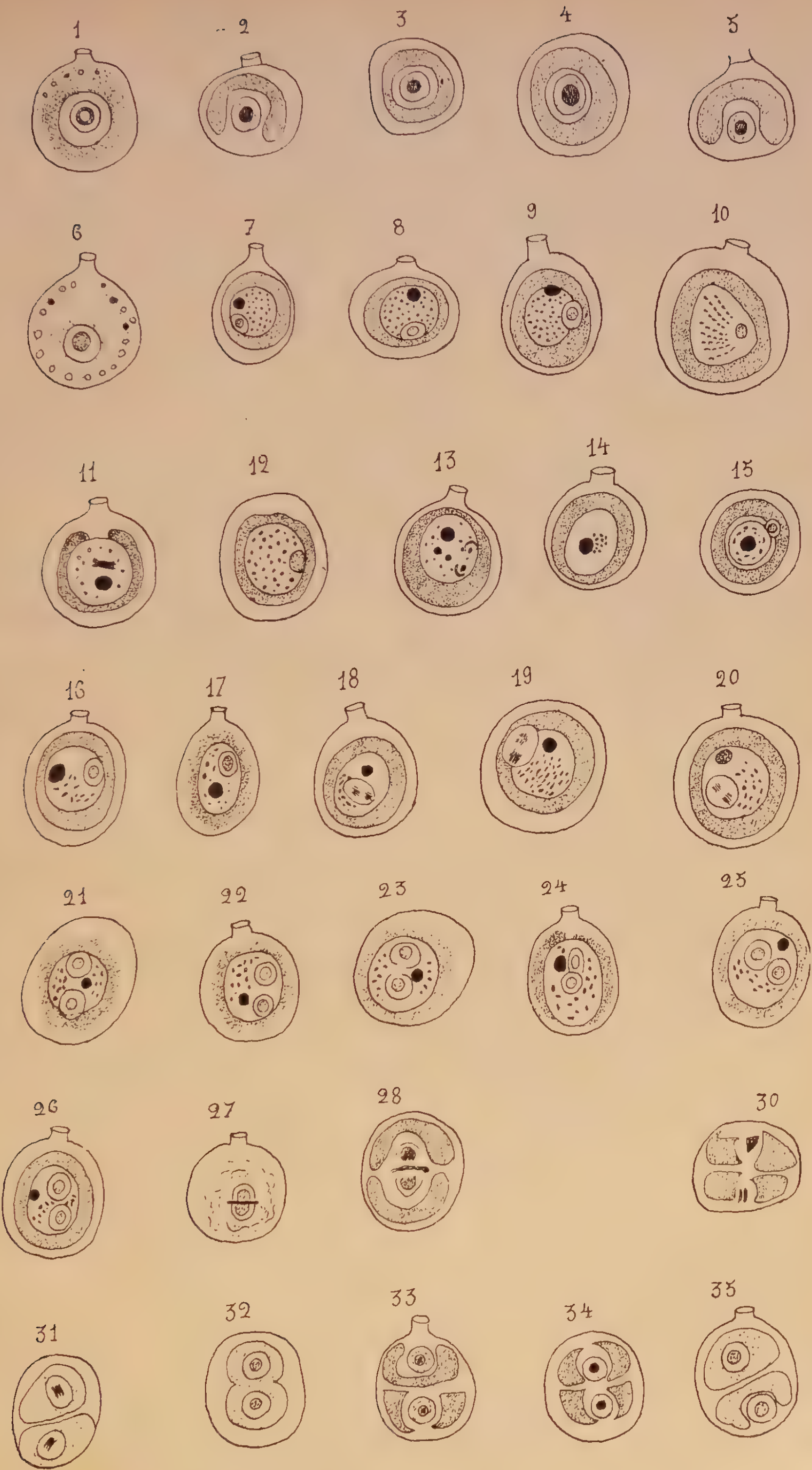
Fig. 15-17. — Le centrosome fait son apparition.

Fig. 18-20. — La bipartition du centrosome ; le noyau contient des granules chromatiques.

Fig. 21-26. — Les deux centrosomes ; disparition graduelle du nucléole ; aspects du noyau.

Fig. 27-28. — Les granules chromatiques se sont réunis en plaque entre les deux centrosomes.

Fig. 30-35. — Reconstitution des nouveaux noyaux et bipartition du protoplasme.



Lecythina stercorea.

c

PLANCHE XVII

Bodo caudatus (Duj.) Stein.

Fig. 1-5. — Aspect différent des individus ; position du noyau et de la vacuole.

Fig. 6-9. — Ingestion d'une Monadinée au niveau du rostre.

Fig. 10-11. — Préparation du noyau à la division ; un arc chromatique apparaît autour du nucléole.

Fig. 12-14. — L'amas chromatique, coloré en noir, se montre à côté du nucléole.

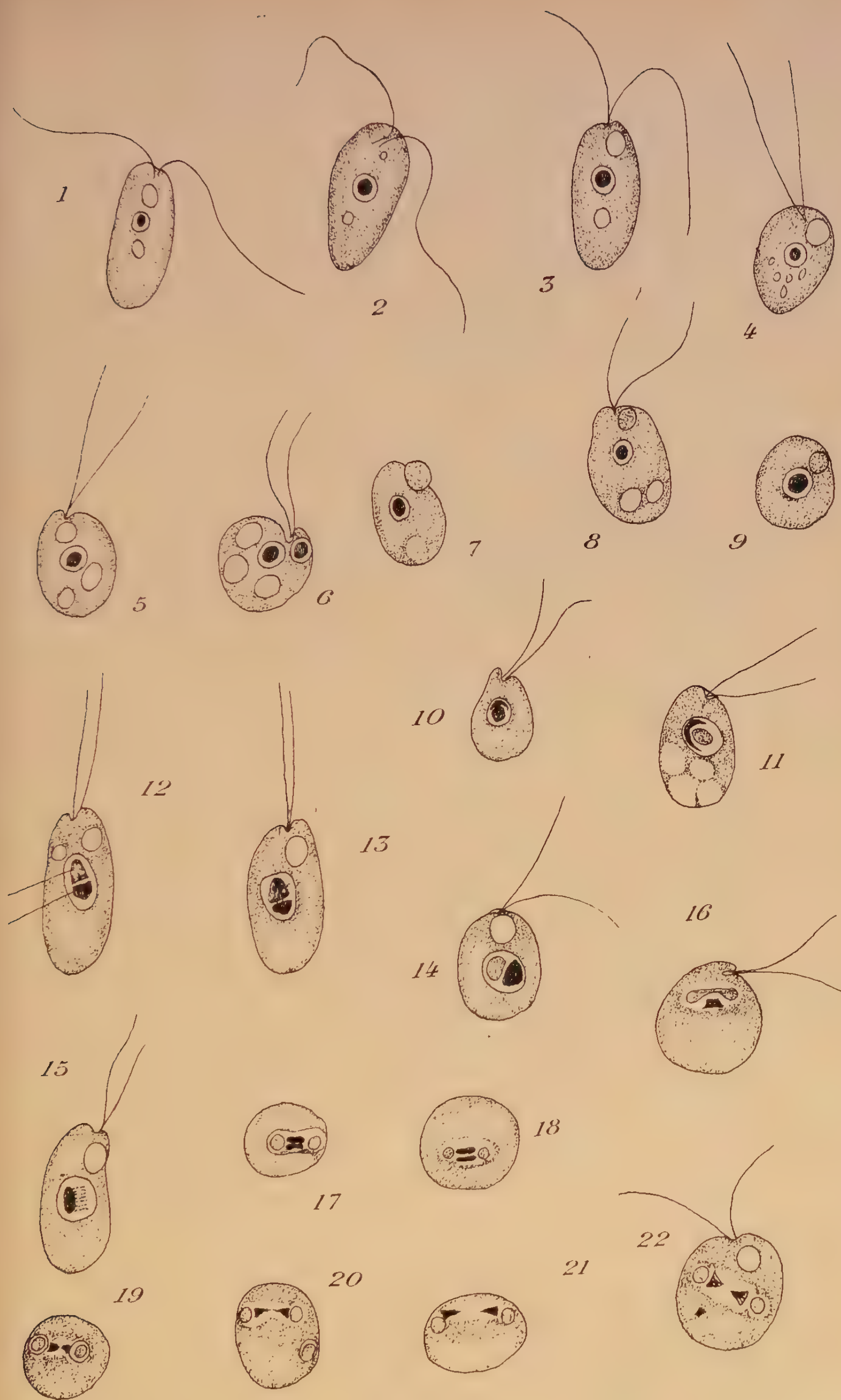
Fig. 15. — Etat moins avancé ; il existe des granules chromatiques à côté du nucléole.

Fig. 16. — Le nucléole se divise.

Fig. 17-18. Les deux moitiés des nucléoles se sont portées à chacun des pôles ; la masse chromatique s'est dédoublée en deux bâtonnets.

Fig. 19-21. — La chromatine se sépare sans avoir montré de dédoublement.

Fig. 22. — Un des noyaux à l'anaphase.



Bodo caudatus.

PLANCHE XVIII

Bodo caudatus (Duj.) Stein.

Fig. 1-12. — Stades de l'anaphase ; on voit que l'amas de chromatine se séparant en deux moitiés, montre diverses manières d'être.

Fig. 13. — Les deux individus vont se séparer.

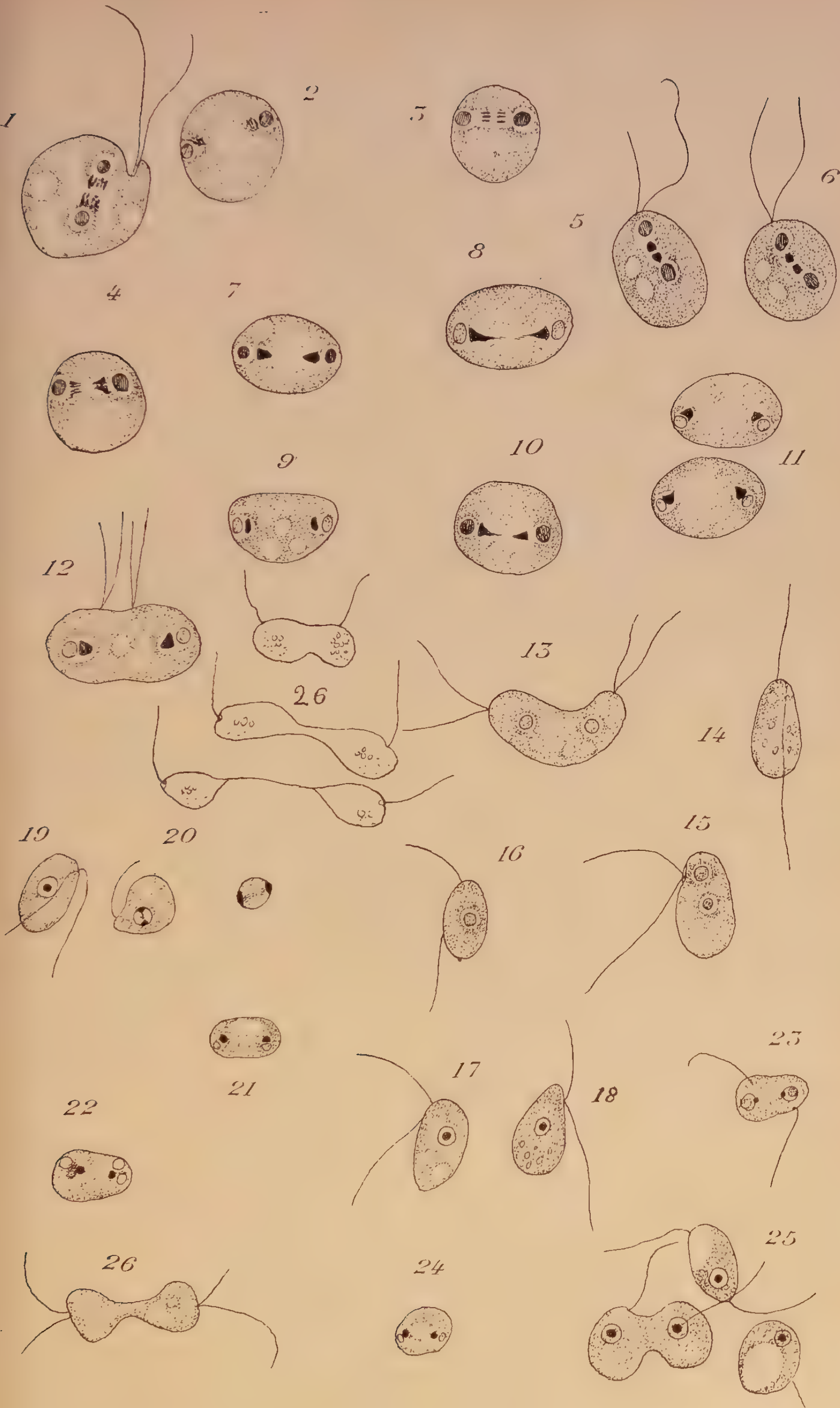
Bodo edax Klebs.

Fig. 14-18. — Forme du corps et disposition des flagellums.

Fig. 19-24. — La division nucléaire se fait comme chez le *Bodo caudatus*.

Fig. 25. — Groupe d'individus fixés et colorés.

Fig. 26. — La bipartition du corps observée sur le vivant.

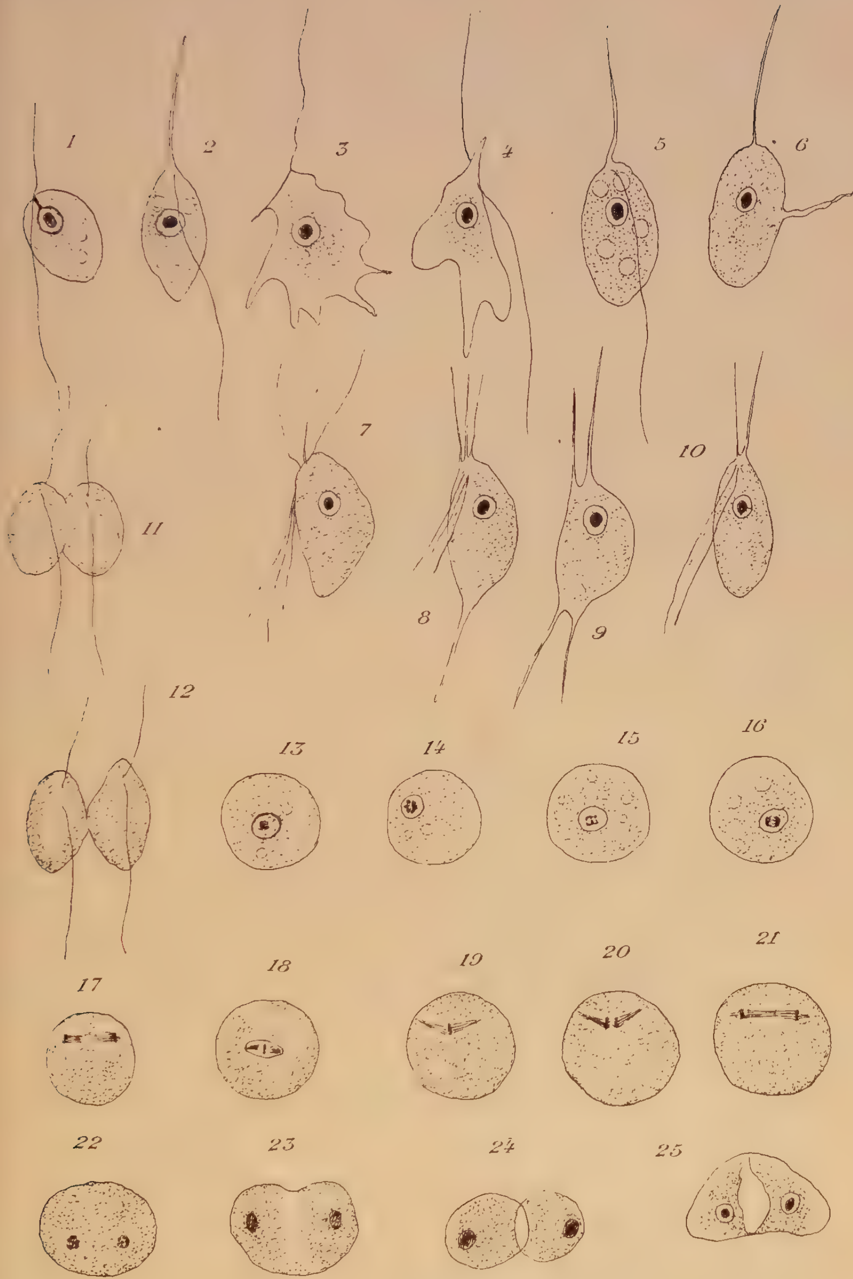


Bodo caudatus.

PLANCHE XIX

Cercomonas longicauda Duj.

Fig. 1. — Individu avec rhizoplaste allant jusqu'au contact du noyau.
Fig. 2-10. — La variabilité de la forme dans cette espèce.
Fig. 11-12. — La bipartition observée sur le vivant.
Fig. 13-16. — Stades de la prophase.
Fig. 18-20. — Stades de la plaque équatoriale.
Fig. 17-21. — Stades tonnelet.
Fig. 22-25. — Reconstitution des nouveaux noyaux et bipartition du corps.



Cercomonas longicauda.

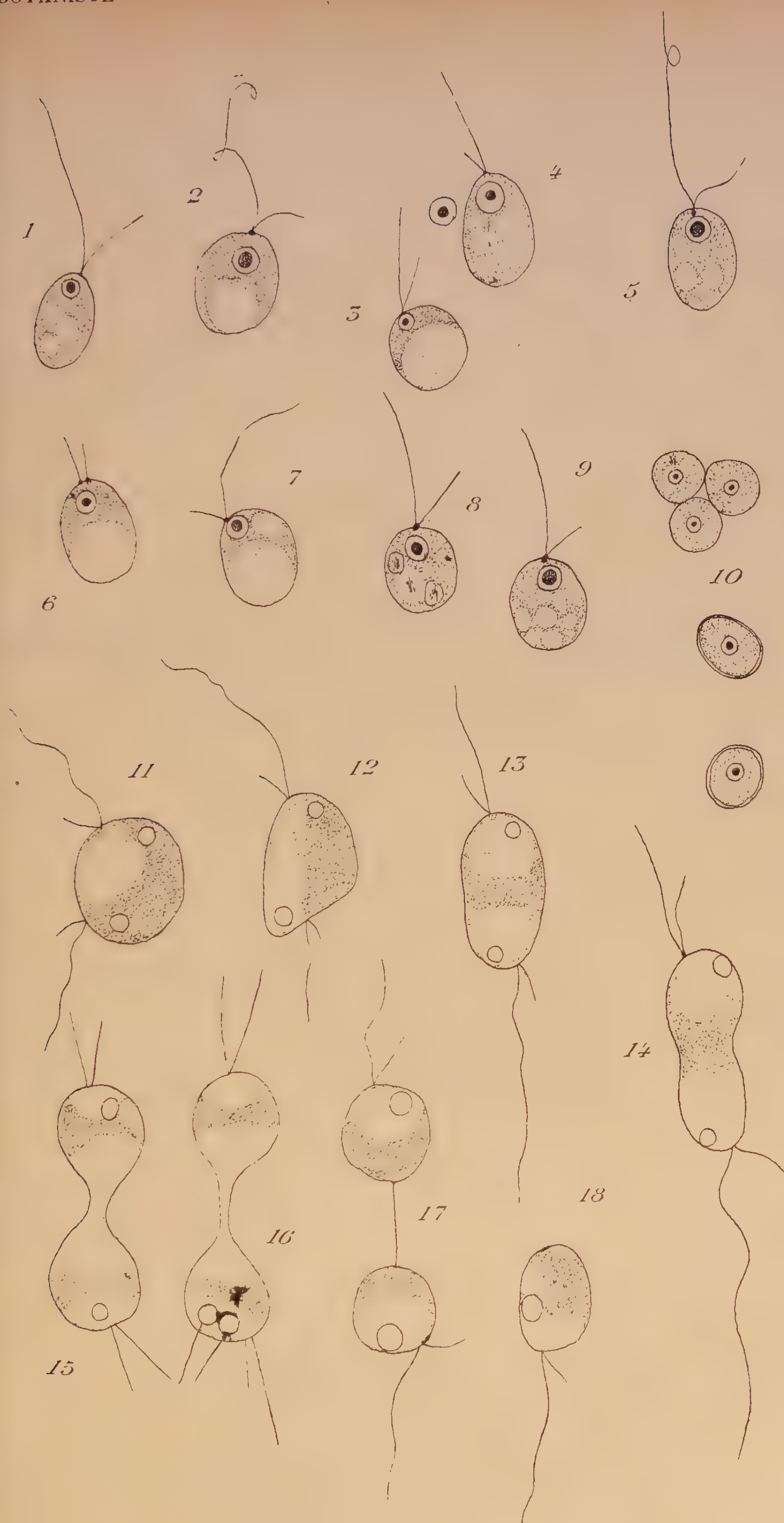
PLANCHE XX

Monas vulgaris.

Fig. 1-9. — Position du noyau : sa structure ; existence d'un blépharoplaste et d'un rhizoplaste.

Fig. 10. — Les kystes de ce *Monas.*

Fig. 11-18. — Les stades successifs de la bipartition du corps observés sur le vivant.



Monas vulgaris.

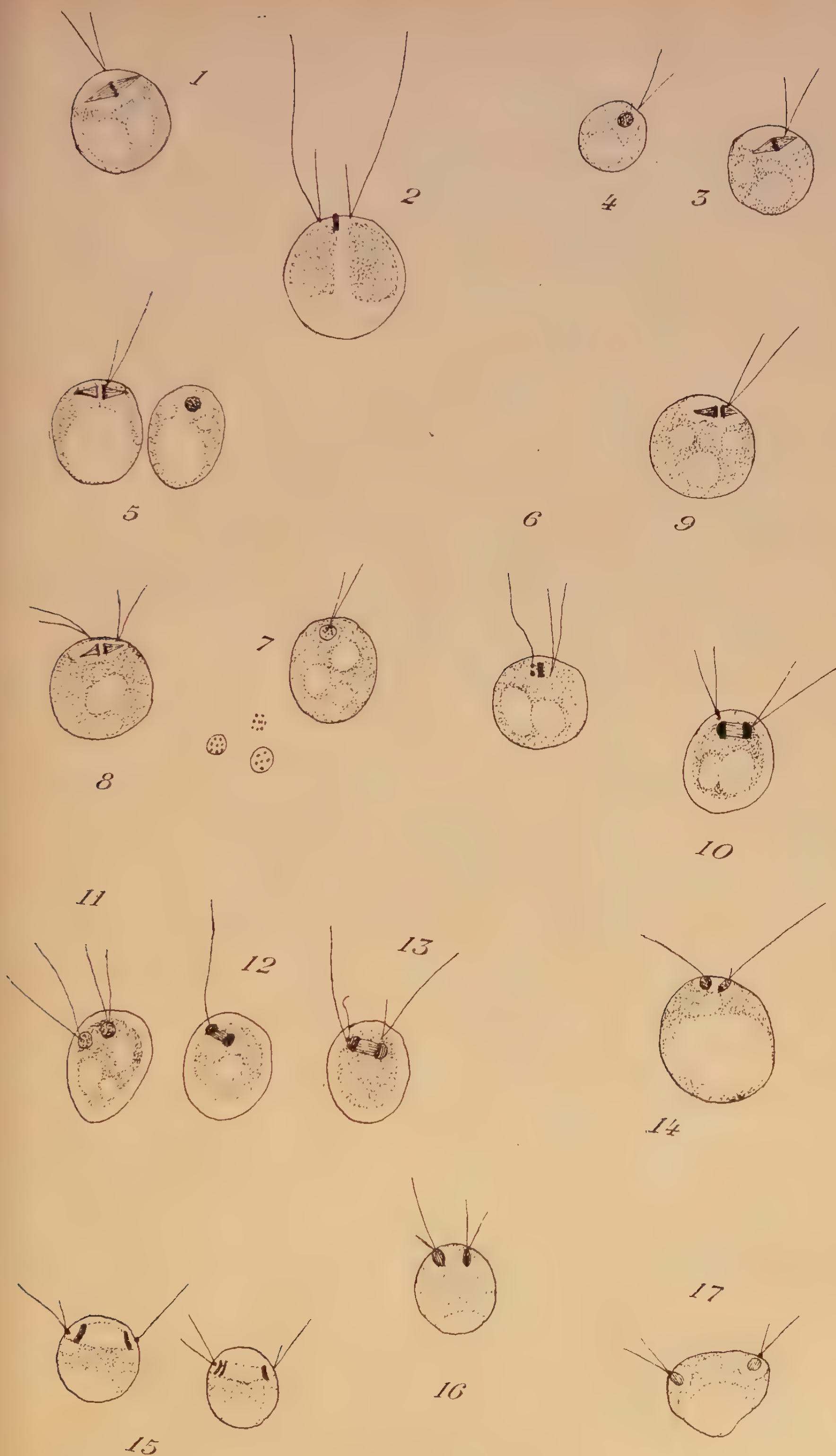
PLANCHE XXI

Monas vulgaris.

Fig. 1-7. — Stades de la plaque équatoriale ; celle-ci est vue tantôt de face, tantôt de profil.

Fig. 8-9. — La plaque chromatique se dédouble.

Fig. 10-17. — Les stades de l'anaphase ; les plaques chromatiques, pendant la phase tonnelet, s'éloignent en restant parallèles.



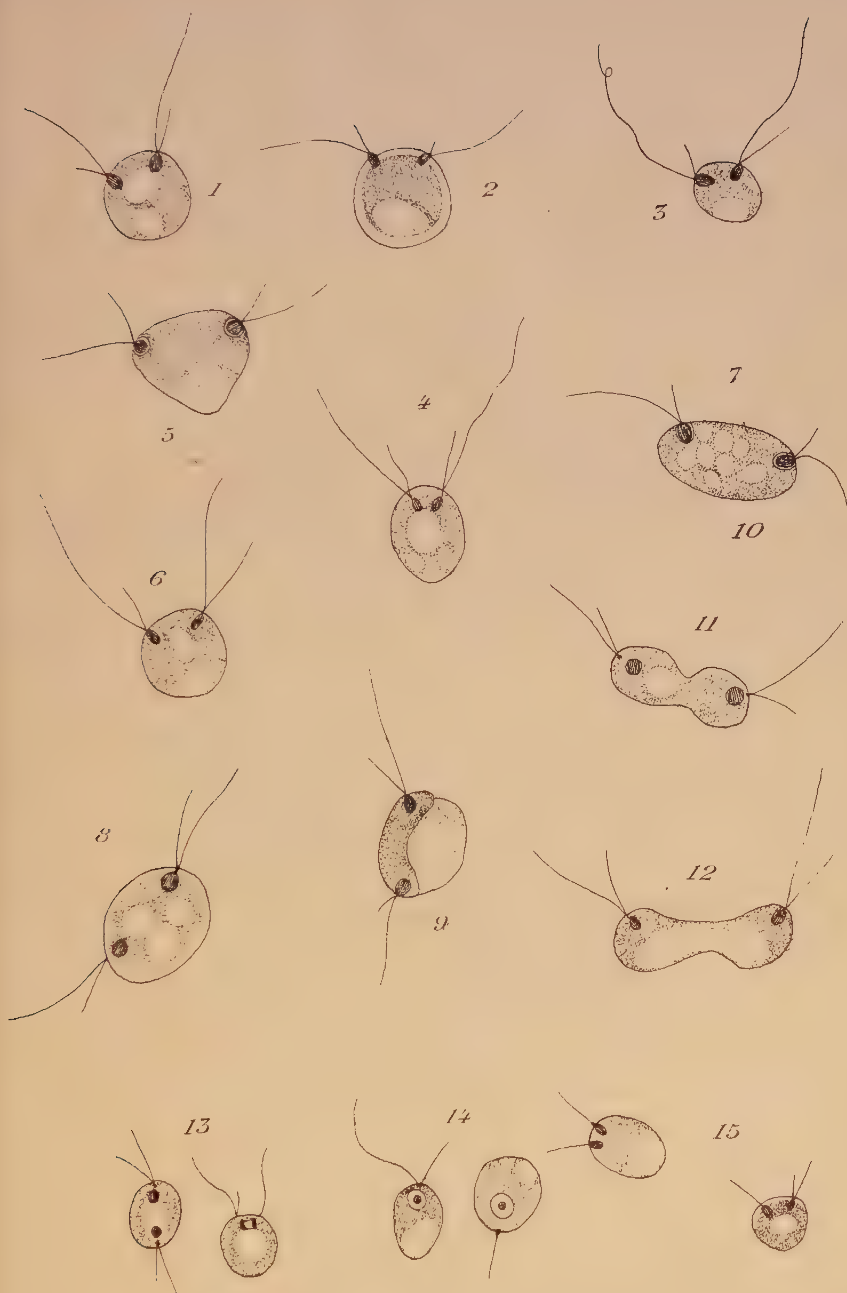
Monas vulgaris.

PLANCHE XXII

Monas vulgaris.

Fig. 1-12. — Modification dans le contour du corps précédant la séparation des deux nouveaux individus ; chaque plaque chromatique est en relation avec un groupe de deux flagellums.

Fig. 13-15. — Les mêmes phénomènes dans une forme plus petite.



Monas vulgaris.

PLANCHE XXIII

Anthophysa vegetans Stein.

Fig. 1. — Colonie ; en *f*, stade de division.

Fig. 2. — Le même stade montrant plus distinctement les chromosomes.

Fig. 3. — En *f*, stade de la plaque équatoriale et dédoublement des chromosomes.

Fig. 4. — Individus isolés.

Fig. 5. — Individu binucléé.

Fig. 6. — Plusieurs individus à deux noyaux.

Fig. 7-8. — Deux individus provenant de la dissociation d'une colonie ; ils ressemblent au *Monas vivipara*.

Fig. 9. — Les kystes provenant de cette même récolte.

Fig. 10-14. — Individus provenant des colonies d'*Anthophysa* de la source sulfureuse de Passy.

Fig. 15-18. — Les conséquences d'une suite de divisions successives et rapprochées ; formation de kystes à deux noyaux.

Fig. 19-20. — Kystes avec granules oléagineux.

Fig. 21. — Deux kystes entourés de gélatine.

Fig. 22. — La coque du kyste se brise sous une faible pression.

Fig. 23-25. — Fusion des deux noyaux du kyste ; phénomènes d'autogamie.



Anthophysa vegetans.

PLANCHE XXIV

Anthophysa vegetans Stein.

Fig. 1-2. — Formes *Monas* dissociés des colonies.

Fig. 3-5. — Germes endogènes.

Fig. 6. — Germe endogène expulsé à la partie postérieure du corps.

Fig. 7-8. — Gros globule de leucosine dans le cytoplasme.

Fig. 9-12. — La leucosine avant et pendant l'enkystement.

Fig. 13-14. — Kystes avec collerette, globules oléagineux et arc de leucosine.

Fig. 15-16. — La division du corpuscule de leucosine pendant la bipartition du corps.

Fig. 17. — Kyste avec plusieurs gros globules oléagineux.

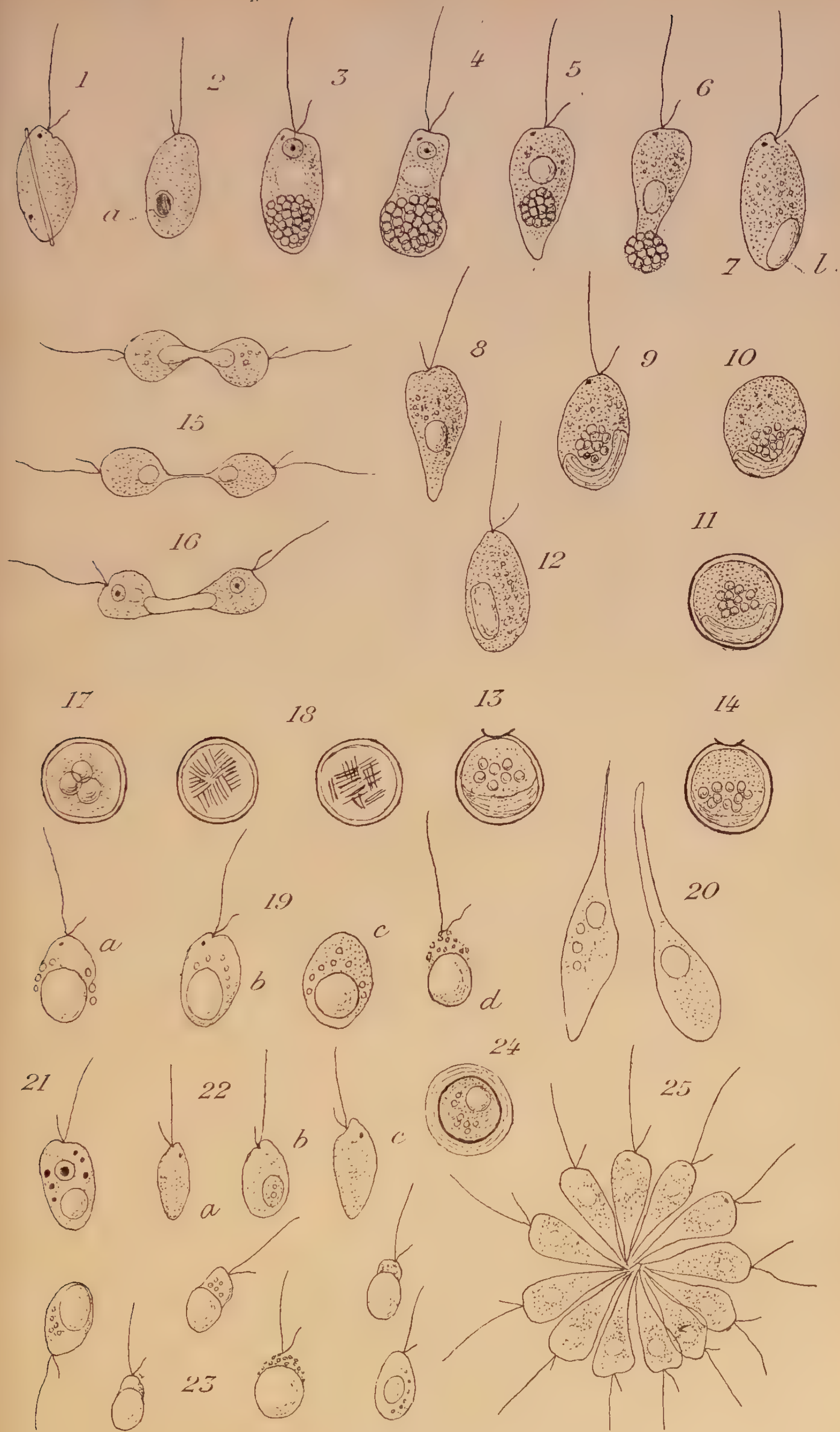
Fig. 18. — Kystes âgés dans lesquels le protoplasme a disparu et se trouve remplacé par une masse de cristaux.

Fig. 19-23. — Cultures dans milieu chargé d'amidon ; le globule de leucosine a pris des dimensions considérables.

Fig. 21. — La zoospore renferme quelques granulations oléagineuses dispersées dans le cytoplasme.

Fig. 22. — Zoospores sans leucosine.

Fig. 24-25. — Colonie d'*Anthophysa* provenant d'une autre récolte et kystes.



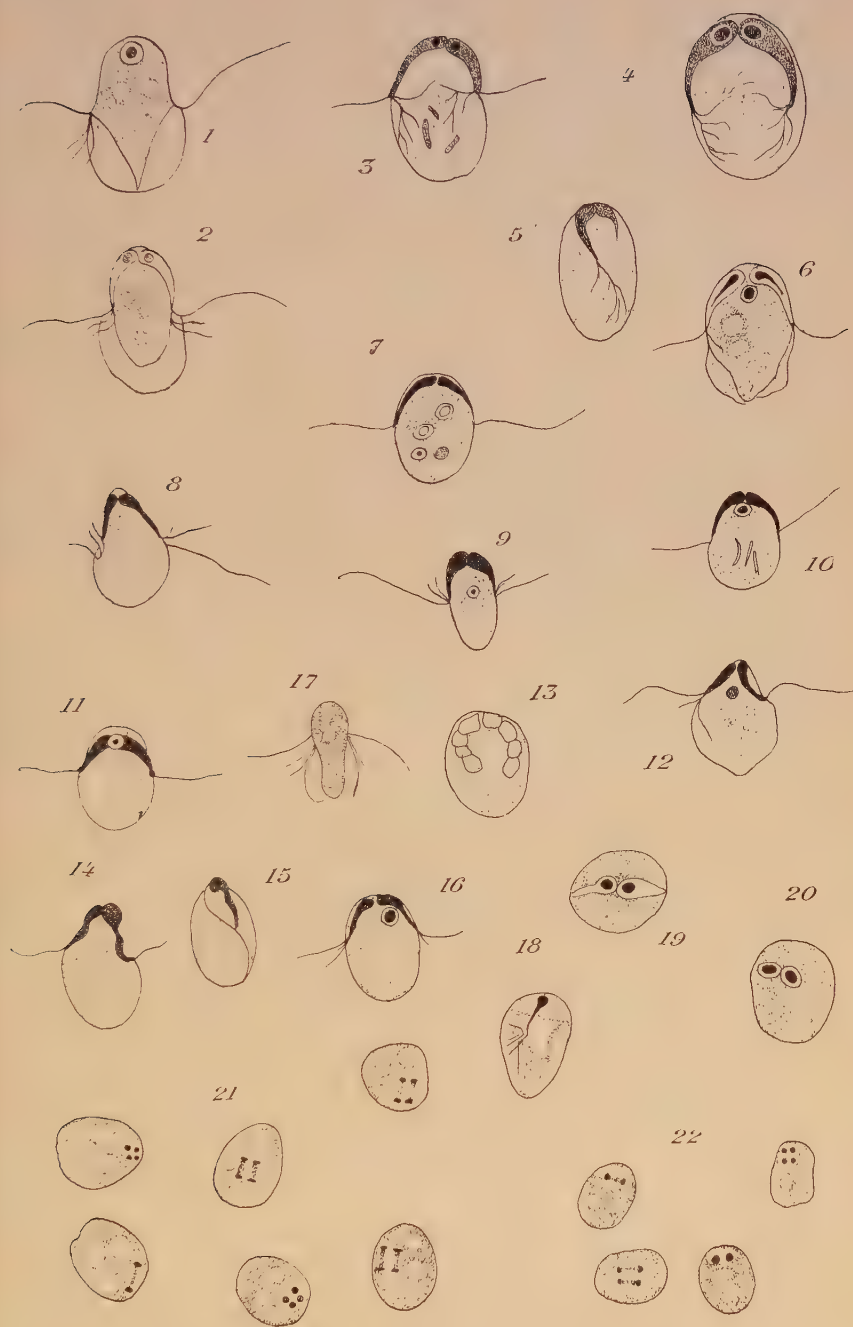
Anthophysa vegetans.

d

PLANCHE XXV

Trepomonas agilis Duj.

Fig. 1. — *Trepomonas* d'après Klebs.
Fig. 2. — *Id.*, vu de face, avec la position exacte des deux noyaux.
Fig. 3. — *Id.*, bactéries à l'intérieur du corps.
Fig. 4-12. — Aspects différents des noyaux.
Fig. 14-16. — Les deux noyaux vus suivant des positions différentes.
Fig. 17. — Une des formes de la culture.
Fig. 18. — Un noyau avec les prolongements rhizoplastiques.
Fig. 19-20. — Les noyaux avant la division.
Fig. 21-22. — Les divers stades de la mitose conjuguée des deux noyaux.



Trepomonas agilis.

PLANCHE XXVI

Vacuolaria virescens Cienk.

Fig. 1. — Un individu avec sa vacuole, son échancrure antérieure et ses chloroleucites.

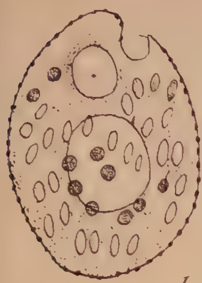
Fig. 2-3. — Le noyau est entouré d'une zone chromatique plus ou moins régulière.

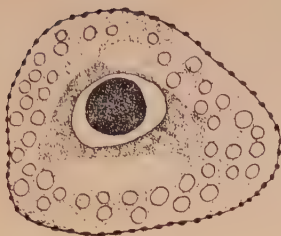
Fig. 4. — Cette zone chromatique se prolonge en réseau dans le cytoplasme incolore, jusqu'au périplaste ; le nucléoplasme renferme deux nucléoles.

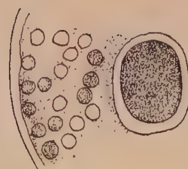
Fig. 5-6. — La substance chromatique extranucléaire manque ; les chloroleucites se rencontrent jusqu'au voisinage du noyau.

Fig. 7. — La substance chromatique forme deux couches concentriques autour du noyau.

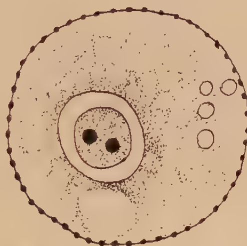
Fig. 8-10. — Diverses manières d'être de cette couche chromatique.

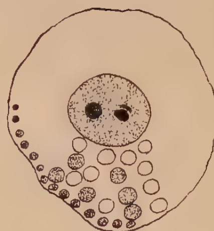




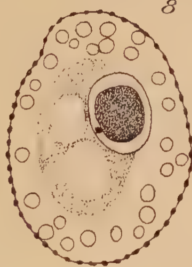


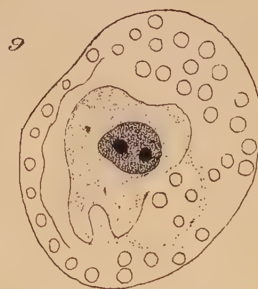


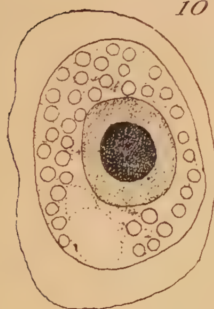


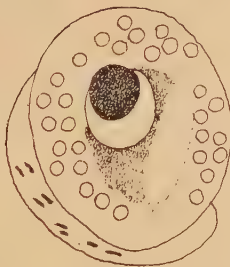


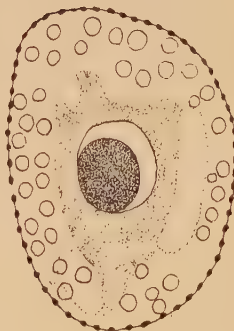












Vacuolaria virescens.

PLANCHE XXVII

Fig. 1. — Les noyaux en division au milieu de la substance chromatique.

Fig. 2. — Les deux individus se séparent.

Fig. 3. — Etat moins avancé de la bipartition.

Fig. 4. — Le dernier stade d'une division nucléaire.

Fig. 5. — Les deux individus provenant d'une bipartition entourés par une couche épaisse de gélatine.

Fig. 6-7. — Deux aspects différents du noyau.

Fig. 8. — Un kyste représenté à faible grossissement.

Fig. 9. — Le même plus grossi ; noyau ordinaire sans chromatine extranucléaire ; membrane munie de protubérances ; couche épaisse de gélatine ; à l'intérieur du kyste, nombreux chloroleucites.

Fig. 10. — Stase de division nucléaire dans une cellule qui est présumée appartenir au *Vacuolaria*.



Vacuolaria virescens.

PLANCHE XXVIII

Chilomonas Paramœcium Ehrb.

Fig. 1-5. — Individus vus suivant leurs différentes faces.

Fig. 6-13. — Position et structure du noyau à l'état de repos ; granules d'amidon sur la membrane.

Fig. 14-15. — Noyaux avec un gros nucléole annulaire.

Fig. 16. — Noyau avec structure ordinaire.



Chilomonas Paramœcium.

PLANCHE XXIX

Chilomonas Paramœcium Ehrb.

Fig. 1-5. — Le noyau augmente beaucoup de volume à la prophase ; le nucléoplasme contient de nombreux granules chromatiques.

Fig. 6. — Le nucléoplasme du noyau s'avance en un prolongement vers le point d'insertion des flagellums.

Fig. 7. — Même disposition sur un autre individu.

Fig. 8. — Le noyau s'est mis en relation directe avec la base des flagellums.

Fig. 9-10. — Stades voisins du précédent.

Fig. 11-13. — Stades plus avancés ; le nucléole a disparu ; le nucléoplasme avec ses granules prend l'aspect d'une botte.



Chilomonas Paramœcium.

PLANCHE XXX

Chilomonas Paramœcium Ehrb.

Fig. 1. — Les granules chromatiques se disposent sur un plan ; tout autour se trouve du protoplasma achromatique ; la plaque des chromosomes est vue de face et de profil sur le même individu.

Fig. 2. — *Id.*, les granules de la plaque sont moins visibles.

Fig. 3-5. — La plaque chromatique perd son aspect en tige de bottes.

Fig. 6-8. — La plaque chromatique est devenue presque quadrangulaire.

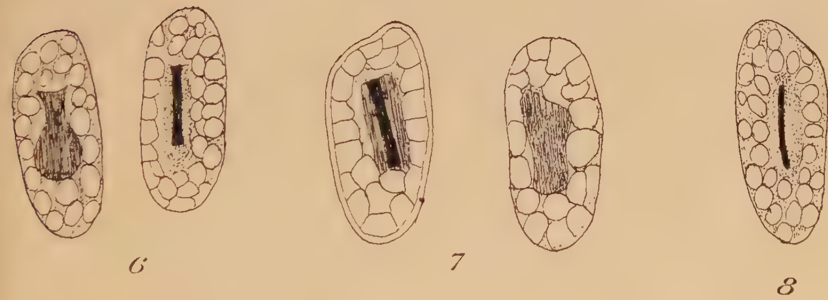
Fig. 9-10. — Beau stade de la plaque équatoriale.

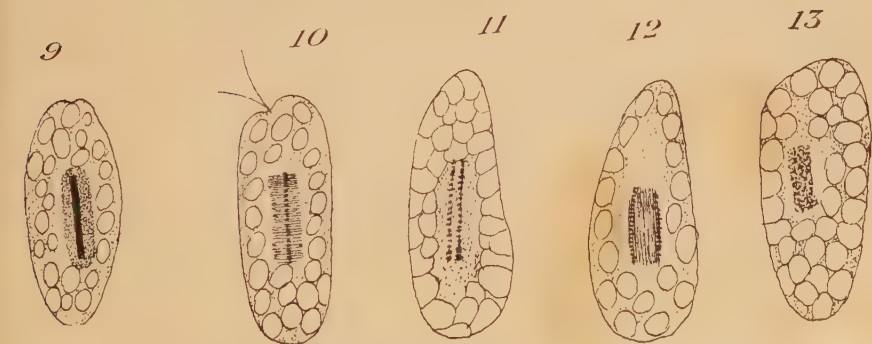
Fig. 11-12. — Séparation des chromosomes ; les deux plaques s'éloignent l'une de l'autre.

Fig. 13. — Plaque vue de face avec ses granules que l'on peut considérer comme chromosomes.









Chilomonas Paramœcium.

PLANCHE XXXI

Chilomonas Paramœcium Ehrb.

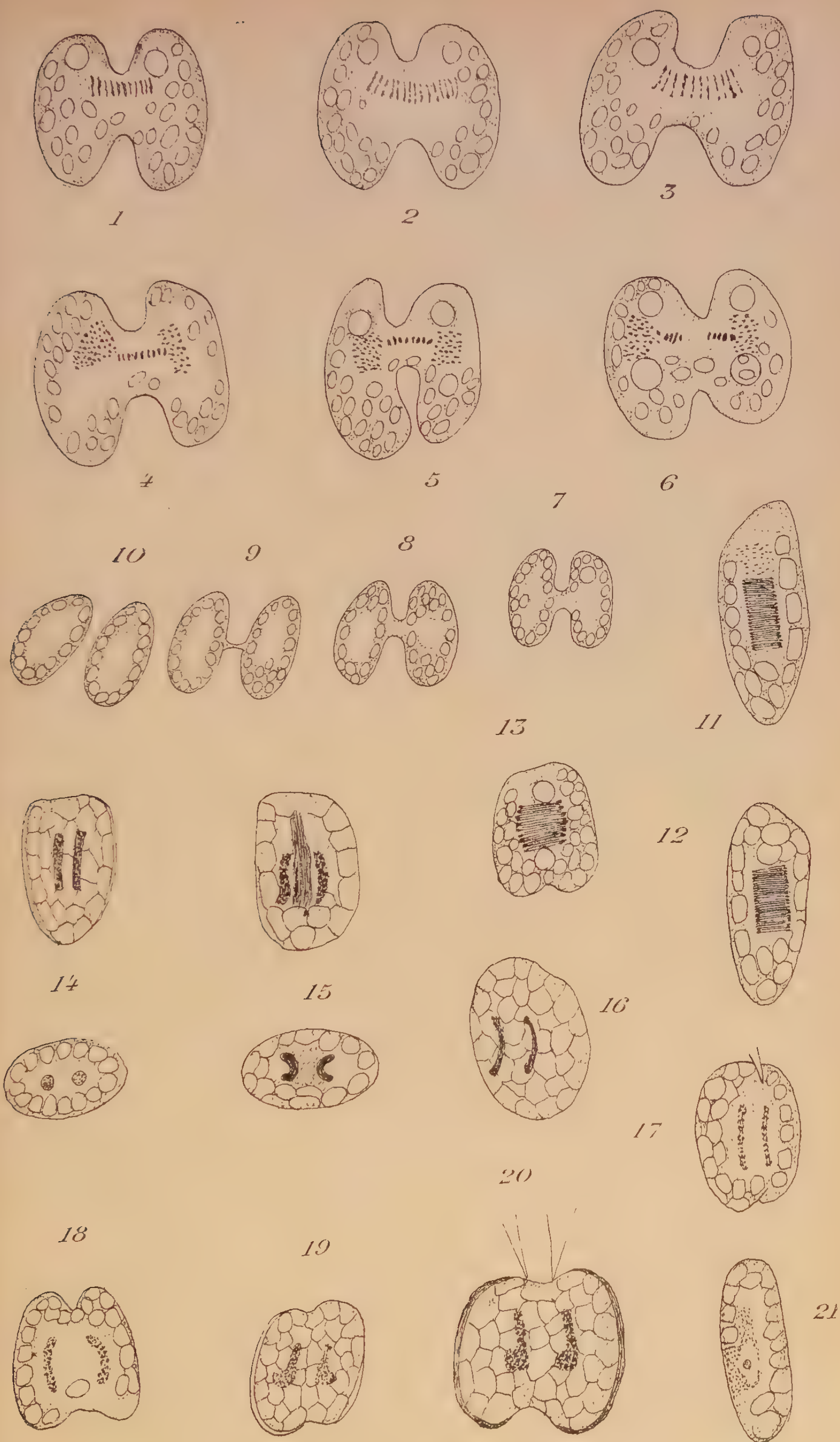
Fig. 1-6. — Les stades successifs de la bipartition observés sur le vivant ; la façon dont se comportent les granules du sillon pseudo-pharyngien est tout à fait remarquable.

Fig. 7-10. — Un autre cas de bipartition.

Fig. 11-13. — Stade tonnelet.

Fig. 14-20. — Les nouveaux noyaux se reconstituent en passant par des stades exactement inverses de ceux observés à la prophase.

Fig. 21. — Un individu après bipartition; le nucléole s'est reformé dans un noyau à structure ordinaire, mais indiqué dans cette figure.

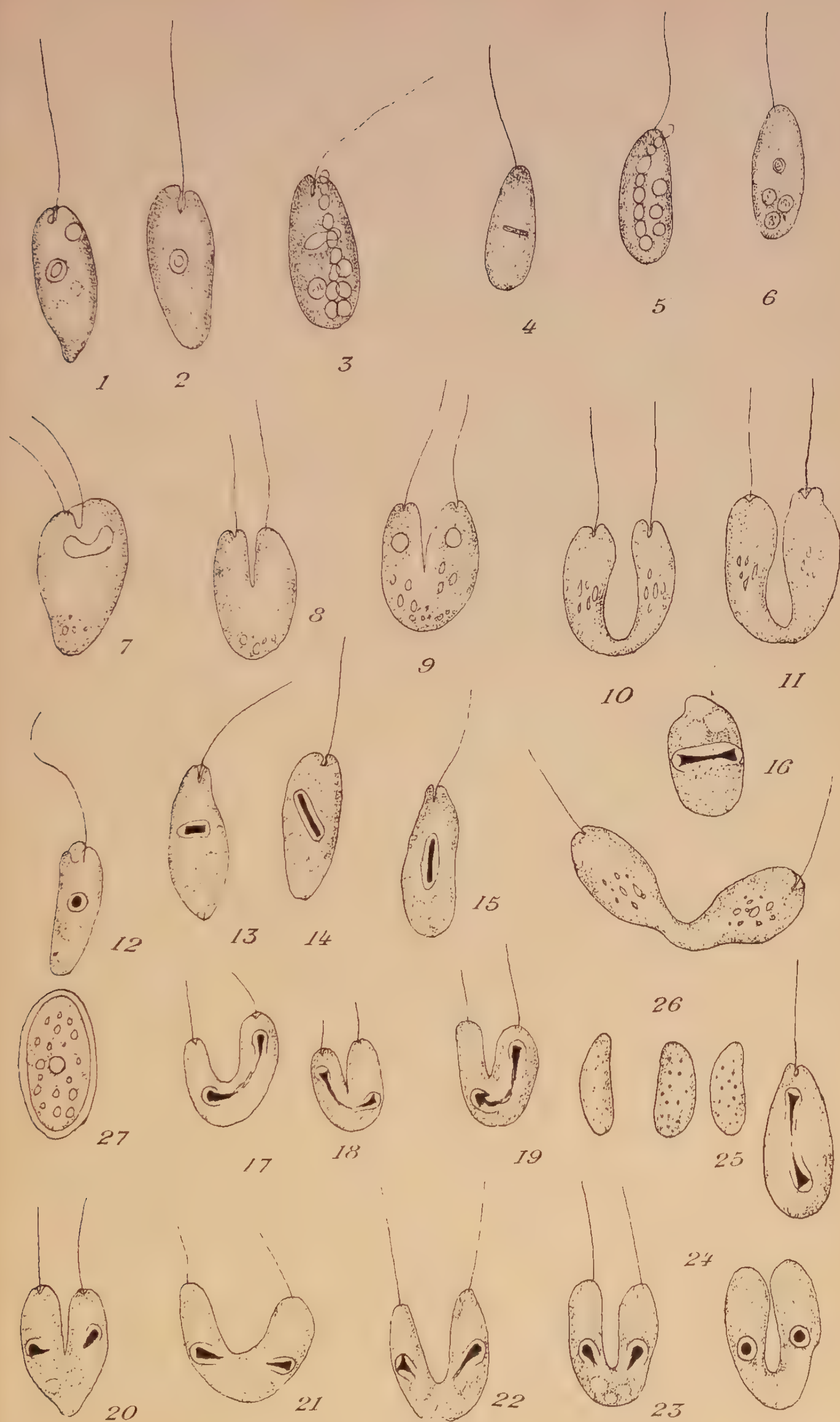


Chilomonas Paramœcium.

PLANCHE XXXII

Euglenopsis vorax Klebs.

Fig. 1-2. — Deux individus ordinaires.
Fig. 3. — *Euglenopsis* ingérant une longue chaîne de microcoques.
Fig. 4-6. — *Id.*, avec des proies de nature variée.
Fig. 7-11. — Stades de la bipartition observés sur le vivant.
Fig. 12. — Structure du noyau.
Fig. 13-16. — L'axe nucléolaire est parallèle à l'axe ou perpendiculaire.
Fig. 17-23. — Figure montrant comment se comporte l'axe nucléolaire, entouré de nucléoplasme pendant la bipartition du corps.
Fig. 24. — Reconstitution des noyaux et séparation des deux individus.
Fig. 25. — Un axe nucléolaire nettement parallèle à l'axe.
Fig. 26-27. — Kystes.



Euglenopsis vorax.

e

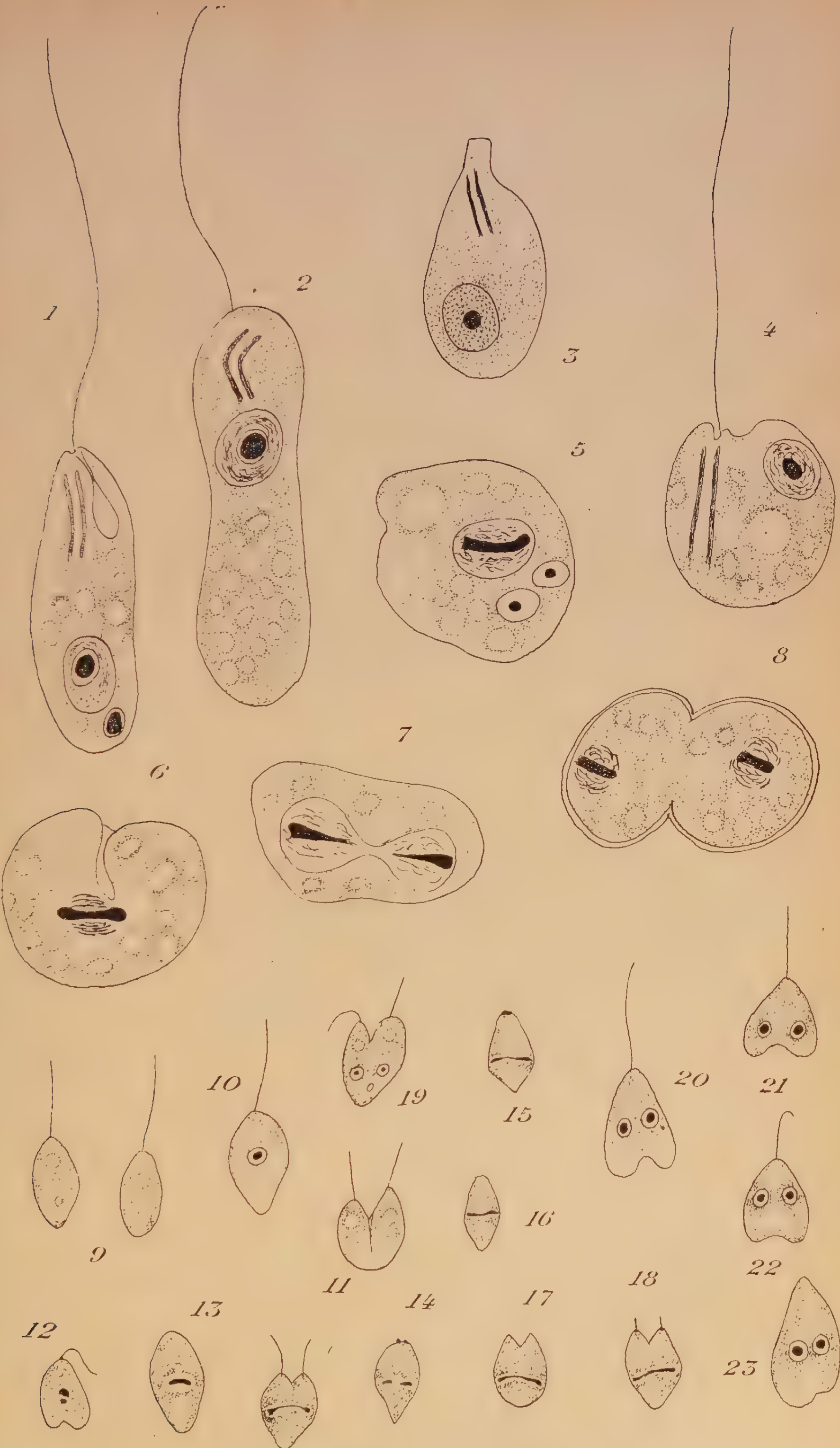
PLANCHE XXXIII

Peranema trichophorum Ehrb.

Fig. 1-2. — Position différente des noyaux dans deux individus.
Fig. 3-4. — Aspect du noyau avant la division.
Fig. 5-8. — Stades successifs d'une haplomitose ordinaire.

Scytomonas pusilla Stein.

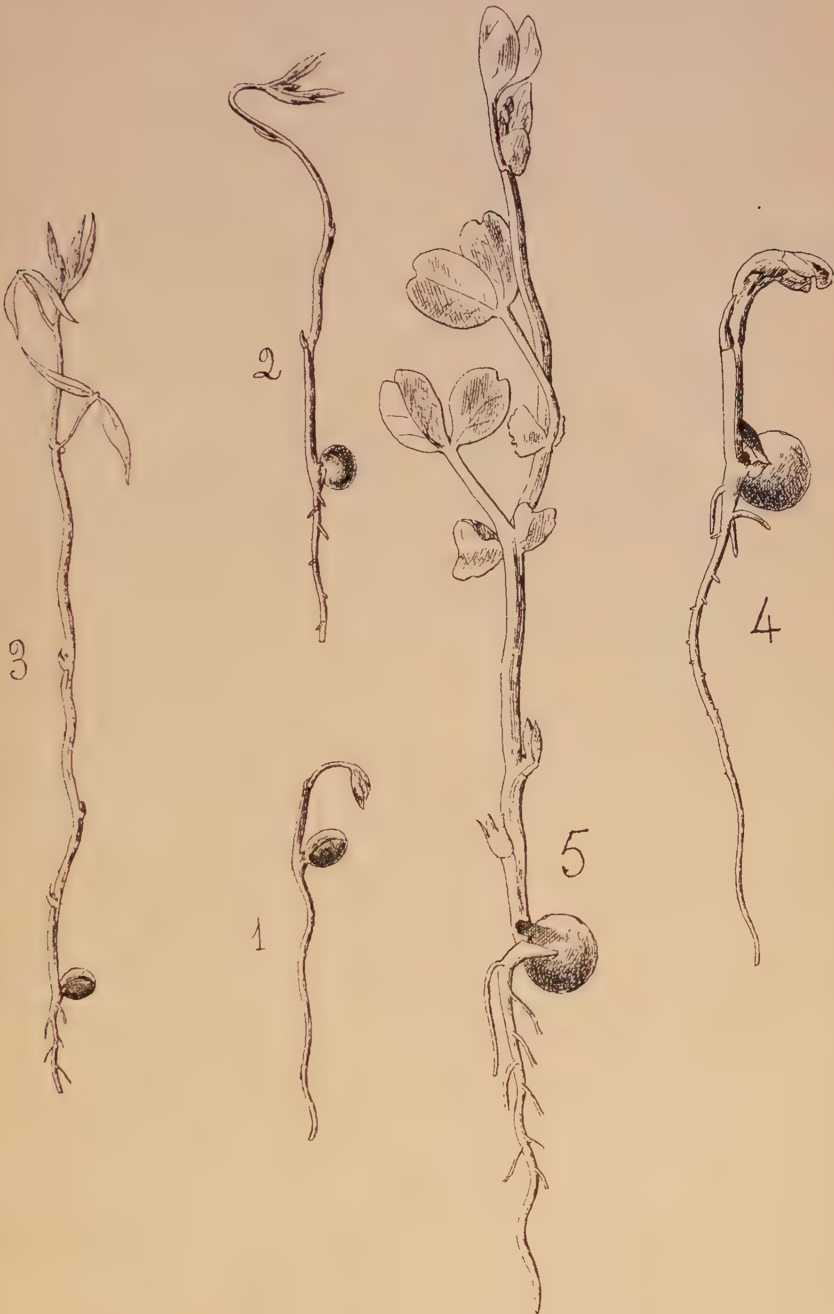
Fig. 9. — Deux individus avec leur flagellum.
Fig. 10. — Position et structure du noyau.
Fig. 11. — Bipartition d'un individu observé sur le vivant.
Fig. 12-18. — La division du noyau ; le nucléoplasme qui entoure l'axe nucléolaire se montre achromatique et homogène.
Fig. 19. — Les deux noyaux reconstitués avant la séparation des individus.
Fig. 20-23. — La signification de ces individus binucléés est douteuse.



Peranema trichophorum. — Scytomonas pusilla.

PLANCHE XXXIV

Fig. 1-2-3. — Plantules de *Vicia sativa* à divers états de développement.
Fig. 4-5. — Plantules de *Pisum sativum*.



Vicia sativa 1-3. — *Pisum sativum* 4-5.

PLANCHE XXXV

Fig. 1-2-3. — Plantules de *Lathyrus*.
Fig. 4-5. — Plantules d'*Ervum lens*.



Lathyrus 1-3. — *Ervum lens* 4-5.

PLANCHE XXXVI

Fig. 1. — Coupe dans le 4e entre-nœud d'une plantule de *Vicia sativa*.

a : faisceaux anastomotiques.

f : faisceaux foliaires.

s : faisceaux corticaux.

Fig. 2. — Coupe dans le 3e entre-nœud de la même plantule.



Vicia sativa : I. 4e *entre-nœud* ; II. 3e *entre-nœud.*

PLANCHE XXXVII

Fig. 1. — Représentation schématique de la course des faisceaux ligneux du cylindre central dans les plantules de *Vicia*, *Pisum*, *Ervum*, *Lathyrus*.

Fig. 2. — Schéma du trajet des faisceaux corticaux dans les 4 genres étudiés.

Fig. 3. — Figures représentant les aspects les plus caractéristiques qu'on observe de haut en bas dans une série de coupes transversales dans la région d'un nœud.



I



II



III

PLANCHE XXXVIII

Fig. 1. — Schéma du raccord des faisceaux ligneux de la tige avec ceux de la racine chez le *Vicia sativa* et l'*Ervum lens*.

Fig. 2. — Schéma du raccord des faisceaux libériens de la tige avec ceux de la racine chez le *Vicia sativa* et l'*Ervum lens*.

Fig. 3. — Schéma du raccord des faisceaux ligneux de la tige avec ceux de la racine chez *Lathyrus* et *Pisum*.

Tous ces schémas sont relatifs à des plantules ayant atteint l'état de développement représenté Pl. 34, fig. 1 et 4, pour *Vicia* et *Pisum*; Pl. 35, fig. 1 et 4, pour *Lathyrus* et *Ervum*.

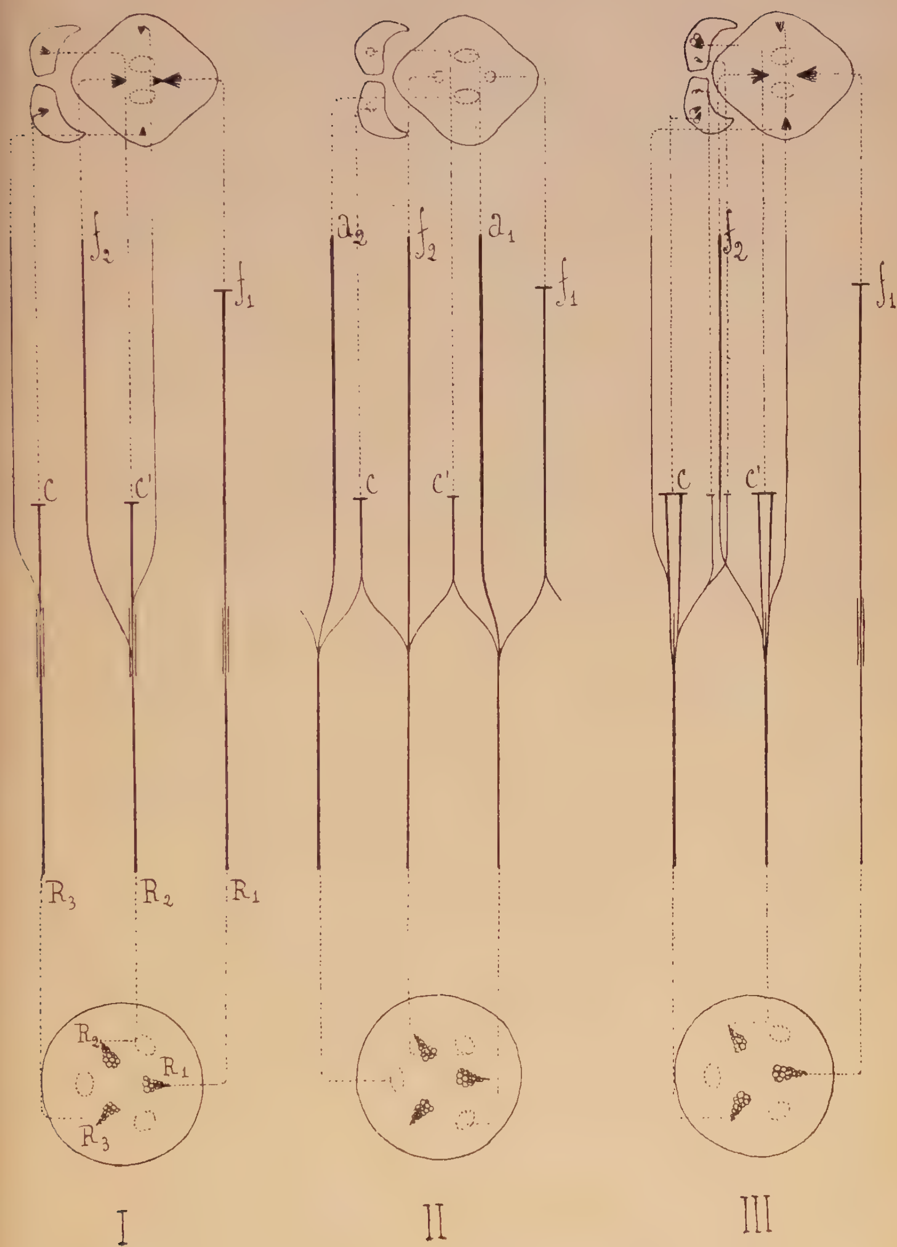
c c' : faisceaux provenant des cotylédons.

f_1 f_2 : faisceaux provenant des pétioles foliaires.

a_1 a_2 : faisceaux anastomotiques.

R_1 R_2 R_3 : faisceaux de la racine.

Le double trait, de part et d'autre de R_1 R_2 R_3 indique la région dans laquelle se fait le passage de l'orientation centrifuge du bois à l'orientation centripète.


f2
f1
C
C'
R3
R2
R1
a2
a1
I
II
III

INTRODUCTION A LA SÉRIE XII DE BOTANISTE.

Le Livre XII du *Botaniste* paraît avec un format nouveau : ce changement nous a été imposé par le désir de faire entrer dans cette série une Notice publiée à la fin de l'année dernière.

Cette Notice était destinée à justifier notre candidature à la place devenue vacante, dans la Section de Botanique, à l'Académie des Sciences, par la mort de notre savant et illustre maître, le Dr Édouard Bornet.

Si cette candidature n'a pas eu le succès espéré, nous sommes cependant heureux d'avoir été présenté en première ligne par la Section de Botanique dans la séance du 11 mars 1912.

Cette désignation, dont nous apprécions tout l'honneur, nous a profondément touché, et nous puisons dans ce choix un nouveau courage pour continuer les recherches qui nous occupent et nous passionnent depuis tant d'années déjà.

Le sommaire de cette série du *Botaniste* se présente ainsi :

Recherches sur quelques Algues nouvelles ou peu connues,

Par P.-A. Dangeard.

I. — *Polyblepharideæ.*

La famille des *Polyblepharideæ* a été créée en 1888 pour un genre d'Algues qui habite les eaux douces, le *Polyblepharis singularis* (1); cette Algue vivait dans l'eau de pluie à l'intérieur des excavations des carrières du grès de May, aux environs de Caen. Cette espèce doit etre excessivement rare, car elle ne semble

(1) P.-A. Dangeard, *Recherches sur les Algues inférieures* (*Ann. Sc. nat. : Bot.*, t. VII, p. 156).

pas avoir été rencontrée depuis cette époque; nous ne l'avons jamais observée à nouveau dans les nombreuses localités où nous récoltons chaque année des organismes inférieurs appartenant à tous les groupes.

Schmarda avait figuré en 1850, sous le nom de *Pyramimonas tetrarhynchus* (1) un organisme microscopique qu'il n'avait fait qu'entrevoir; Stein avait changé ce nom en celui de *Pyramidomonas*, sans d'ailleurs rien changer à sa description (2).

Une étude assez complète du développement de cette espèce nous a permis, en 1889, de placer le genre *Pyramimonas* à côté du genre *Polyblepharis*, dans la même famille (3); un Mémoire de Dill, paru en 1895, a complété sur quelques points notre description (4).

Oltmanns place cette famille à la base des *Volvocales;* il la considère comme la souche des *Chlorodendraceæ* d'une part, des *Tetrasporaceæ* de l'autre (5).

Jusqu'ici, les représentants connus et étudiés de cette famille étaient des espèces d'eau douce, ne se rencontrant d'ailleurs qu'à de très longs intervalles; un hasard heureux nous a mis en présence d'une nouvelle espèce, qui vit dans l'eau salée et qui peut se conserver indéfiniment en cultures.

M. Fabre-Domergue, inspecteur général des pêches maritimes, cultive, depuis un certain nombre d'années, au Laboratoire maritime de Concarneau, un organisme vert destiné à des expériences sur la nutrition des poissons; le milieu nutritif est constitué par de l'eau saturée de sel marin, à laquelle on a ajouté une petite quantité de bouillon de requin salé (*Carcharias glaucus*).

Cette espèce n'avait pu jusqu'ici être déterminée et M. Fabre-Domergue, très aimablement, nous a autorisé à prélever des échantillons et à les étudier, ce dont nous le remercions très sincèrement.

Cette Algue est une *Polyblepharideæ* typique : elle constitue un genre nouveau, auquel nous avons donné le nom de *Stephanoptera Fabreæ* (6).

Le Stephanoptera Fabreæ Dang (*Pl. I, fig.* 1-25). — La forme normale des individus se rapproche de celle d'une pyramide à base quadrangulaire (*fig.* 1 à 4); le corps est élargi à l'avant, atténué à la partie postérieure;

(1) SCHMARDA, *Neue Formen von Infusorien* (*Denkschrift d. Wien. Akad.*, Bd. I, 1850).
(2) STEIN, *Der organismus der Infusioust*, t. III, Leipzig, 1878.
(3) P.-A. DANGEARD, *Mémoire sur les Algues* (*Le Botaniste*, 1re série, p. 137).
(4) O. DILL, *Die Gattung Chlamydomonas*, *Borntraeger*, Berlin, 1895.
(5) OLTMANNS, *Morphologie und Biologie der Algen*, vol. I, p. 134.
(6) P.-A. DANGEARD, *Sur une Algue marine du Laboratoire de Concarneau* (*Comptes rendus*, t. CLI, 1910, p. 991).

il présente, en général, quatre ailes saillantes, qui se retrouvent aussi, on le sait, chez les *Pyramimonas*. Pour les cultures en cellule humide, il est facile de se rendre compte du développement plus ou moins grand de ces ailes et des modifications qu'elles présentent, car les zoospores se fixent en grand nombre perpendiculairement à la lamelle et on les voit alors en coupe optique; ces zoospores ont une longueur de 25^μ à 35^μ sur une largeur de 18^μ à 22^μ en moyenne.

La membrane est mince, incolore; c'est un simple périplaste, analogue à celui qui recouvre le protoplasma chez beaucoup de Flagellés à division longitudinale: cette membrane se prête aux déformations que subissent parfois les zoospores; celles-ci, en effet, sont parfois arrondies, par disparition des ailes, ce qui les fait ressembler à un *Chlamydomonas;* et tous les intermédiaires, avec les formes normales, se rencontrent dans les mêmes cultures.

Chaque zoospore possède deux flagellums de la longueur du corps et qui sont recourbés en arrière lorsque celui-ci est fixé sur un support; ces flagellums sont insérés sur un blépharoplaste assez petit, duquel se détache un rhizoplaste qu'on peut suivre jusqu'au voisinage du noyau (*fig.* 5-6).

Le plus grand nombre des individus présentent cette constitution de l'appareil locomoteur; on peut donc dire que cette espèce est caractérisée par l'existence de deux flagellums, alors que les *Pyramimonas* en possèdent quatre et que les *Polyblepharis* en ont une touffe.

Très rarement, on rencontre des zoospores ordinaires qui, au lieu de deux flagellums, en ont quatre; d'autres, également rares, en possèdent trois.

Cette variation du nombre des flagellums dans une même espèce est très intéressante : elle montre combien il est vain de vouloir établir des lignées phylogénétiques sur le nombre des flagellums.

Le chromatophore est massif dans sa partie postérieure, où il renferme un gros pyrénoïde; à sa partie antérieure, il entoure une chambre renfermant le protoplasma incolore et le noyau : ce chromatophore se prolonge dans les ailes; le pyrénoïde est entouré d'amidon et d'autres granules amylacés se trouvent dispersés dans le chloroleucite.

Le point oculiforme est situé en avant à une distance plus ou moins grande du point d'insertion des flagellums : il diffère en cela nettement comme position de celui du *Pyramimonas tetrarynchus*, qui est situe au niveau du pyrénoïde, dans la partie postérieure du corps; ce point oculiforme à contour variable, souvent un peu allongé, se trouve au contact même de la membrane et du chloroleucite. On rencontre parfois des individus qui possèdent deux stigmas, au lieu d'un seul; il en existe même chez lesquels ce nombre est de

trois ; mais, dans ce dernier cas, il faut éviter de les confondre avec des granulations rouges accidentelles qui se produisent parfois dans la chlorophylle du chromatophore.

Le protoplasma incolore, contenu dans la chambre intérieure, contient le noyau et une ou deux vacuoles contractiles : ces dernières sont situées à une faible distance du blépharoplaste.

Le noyau ne se voit nettement qu'après coloration : il est arrondi, possède une membrane nucléaire mince, un gros nucléole central et des granulations chromatiques assez nombreuses, dispersées dans le nucléoplasme. Quelques rares individus possèdent deux noyaux : ceux-ci ont la structure ordinaire ; ils sont placés côte à côte en contact, perpendiculairement à l'axe longitudinal du corps ; la présence de deux flagellums dans ces individus binucléés semble devoir écarter toute idée de fusion préalable de deux zoospores (*fig.* 5-7).

En résumé, cette espèce, à côté de la forme normale, montre des variations que l'on n'observe point à un tel degré chez la plupart des organismes inférieurs, protozoaires ou protophytes ; ces variations portent sur la forme du corps, la dimension des ailes, leur nombre, leur disposition ; la grosseur est susceptible de varier beaucoup ; le nombre des flagellums passe de deux à quatre chez certains individus ; même constatation pour le point oculiforme ; existence également d'individus binucléés. Ces différences sont telles qu'on pourrait croire avoir affaire à des espèces et même à des genres nouveaux, si l'on se contentait d'un examen superficiel ; cette plasticité de l'espèce est sans aucun doute en relation avec le caractère primitif de cet être ; elle explique également comment ces Algues inférieures s'adaptent à des conditions de vie très spéciales, à cette saturation en sel marin du milieu qui les renferme ; enfin, il est possible de se rendre compte de la façon dont un type souche, analogue à celui-ci, a pu, en fixant tel ou tel de ces caractères, au cours de l'évolution, donner naissance aux divers genres d'une même famille.

L'étude du développement va permettre de saisir la raison d'être de quelques-unes des variations qui viennent d'être constatées.

La reproduction ordinaire a lieu par une simple bipartition comme chez les autres *Polyblepharideæ*.

Cette bipartition peut être suivie assez facilement sur des cultures en cellule humide ; elle dure 1 heure environ, depuis le moment où une légère échancrure apparaît à la partie antérieure du corps jusqu'à l'instant où les deux nouveaux individus se séparent ; voici le détail de l'une de ces observations :

A 4^{h}30^{m}, un individu montre un début d'échancrure à l'avant ; les deux flagellums sont ainsi repoussés l'un à droite, l'autre à gauche ; le noyau a la

forme d'un biscuit; il est sans nul doute, à ce moment, au stade de la plaque équatoriale (*fig.* 8); le pyrénoïde du chromatophore est encore indivis; l'individu en division est solidement fixé par la partie concave de ses deux flagellums à la lamelle qui recouvre la cellule humide, ce qui facilite grandement l'interprétation du phénomène; le point oculiforme n'est visible que d'un seul côté.

Assez rapidement, l'échancrure s'étend; elle arrive au niveau du noyau : celui-ci est alors allongé, presque cylindrique; il se renfle aux deux extrémités : le stade de l'anaphase a succédé au stade de la plaque équatoriale; le noyau, dans ses tranformations successives, ne laisse pas voir les chromosomes; on distingue simplement, dans la masse incolore, une sorte de striation suivant le sens même de la division.

Au stade de l'anaphase (*fig.* 10), le pyrénoïde commence à se dédoubler; les deux calottes d'amidon qui le recouvrent se séparent, on n'aperçoit toujours qu'un seul point oculiforme.

C'est également à ce stade que le second flagellum fait son apparition dans chaque moitié; il ne résulte pas d'une bipartition du flagellum ancien; il pousse lentement, à la surface du corps, à la façon d'un fin pseudopode; pendant cette formation, il s'agite continuellement en s'enroulant en hélice autour d'un axe imaginaire; ce mouvement des deux flagellums nouveaux fait contraste avec la rigidité des deux flagellums, d'origine ancienne, qui assurent la fixation du corps (*fig.* 9-11).

Après la séparation des deux moitiés nucléaires, l'échancrure arrive au niveau du pyrénoïde dont la bipartition s'achève; les deux individus ne sont plus réunis que par leur partie inférieure (*fig.* 13); les nouveaux flagellums continuent de s'agiter.

La position des flagellums anciens et nouveaux n'est pas quelconque : d'un individu à l'autre, en regardant de face, on voit de chaque côté un flagellum ancien et un flagellum nouveau; autrement dit, pour l'observateur, si le flagellum ancien est à droite dans l'une des moitiés, ce même flagellum est à gauche pour la seconde zoospore; nous ne saurions cependant affirmer que cette règle est générale.

A $5^h 45^m$, le pont de protoplasma, qui réunissait encore les deux nouveaux individus après s'être étiré lentement, a fini de disparaître et les zoospores, complètement indépendantes l'une de l'autre, restent encore fixées à la lamelle; le second flagellum a atteint dans chacune sa longueur normale, mais il conserve son mouvement caractéristique.

Pendant cette bipartition, le corps se montre plastique; il subit des défor-

mations qui, pour être lentes, n'en sont pas moins analogues à celles d'un amibe : il possède donc ce qu'on appelle la *métabolie*.

Au début, on reconnaît encore en section optique la trace des ailes, ma souvent le contour s'arrondit; dans chaque moitié, lorsque l'échancru s'étend, ce contour varie sensiblement d'un moment à l'autre; il est d'abor plus ou moins irrégulier et, finalement, il est à peu près sphérique au momen où la division est terminée.

Il existe d'ailleurs, à cet égard, de très grandes différences : on rencontr des individus qui, au moment de la séparation définitive ou même pendant l bipartition, présentent la forme anguleuse caractéristique de l'espèce.

Les bipartitions dans nos cultures avaient lieu en plus grand nombre, sembl t-il, le soir, vers 5^h ou 6^h : elles portent non seulement sur des individus fixés comme dans le cas qui précède, mais aussi sur des zoospores en mouvement la séparation, en ce cas, a lieu très vite parfois; il suffit d'un quart d'heure, partir du moment où le sillon antérieur fait son apparition, pour que tous le stades se déroulent jusqu'à la séparation complète.

Si le corps conserve pendant la division son contour quadrangulaire, la lign de bipartition se trouve orientée perpendiculairement à deux angles opposés dans les nouveaux individus, l'une des crêtes, sur les quatre existantes, a don conservé sa position : elle est, si l'on peut dire, d'origine ancienne.

Le noyau, au moment de la prophase, oriente son fuseau dans le sens de largeur de la cellule; ce fuseau est perpendiculaire à l'axe longitudinal de l cellule.

En dehors de ce mode de reproduction normal, l'espèce en possède un aut par bipartition inégale qui rappelle d'assez près le bourgeonnement, ou qui, d moins, donne le même résultat.

La séparation se fait entre deux portions très inégales de la cellule mère, d sorte que celle-ci semble avoir donné naissance à un bourgeon, comme ch les Levures. En réalité, le phénomène est très différent ; dans ces cas de bipa tition inégale, les pyrénoïdes peuvent manquer dans les deux cellules, ou d moins n'être pas apparents ; quelquefois, la grosse cellule seule en est pou vue ; on remarque aussi que les deux cellules tantôt possèdent les quatre côt saillantes et tantôt se montrent avec un contour arrondi ; le nombre des flage lums est ordinairement de deux ; cependant, nous avons vu une cellule en div sion, dont le bourgeon possédait trois flagellums, dont deux rigides ; le tro sième, plus court, était de nouvelle formation et s'agitait continuellement ; cellule mère montrait deux flagellums rigides : le point oculiforme était visib dans les deux individus avant leur séparation.

La découverte de ce mode de bipartition inégal nous a fourni l'explication d'un fait qui nous avait beaucoup intrigué : à côté des zoospores normales, les cultures en cellule humide renfermaient un assez grand nombre de zoospores beaucoup plus petites, à contour arrondi, ressemblant à s'y méprendre à des *Chlamodymonas :* ces zoospores proviennent des bourgeons. Il eût été intéressant de savoir si ces zoospores reprenaient leur taille normale avant de se multiplier à nouveau, ou bien si elles pouvaient continuer à se reproduire sous ce volume réduit. Malgré des observations prolongées, il a été impossible de rencontrer un seul cas de bipartition parmi ces zoospores qui, d'ailleurs, vivent très longtemps : elles sont de forme ovale ou elliptique, parfois sphérique avec un stigma, rarement deux; le chromatophore, qui délimite une chambre antérieure à dimensions variables, ne possède pas toujours un pyrénoïde.

Le développement se termine par une formation de kystes (*fig.* 21-25). La production de ces kystes n'a eu lieu qu'à la suite d'un accident survenu à nos cultures : un des flacons, qui nous avaient été obligeamment envoyés de Concarneau par M. Guérin-Canivet, s'étant cassé, les zoospores, transportées dans de l'eau de mer moins saturée, se sont enkystées; la cellule, fixée au support par ses deux flagellums, s'arrondit; une membrane apparaît avant disparition des flagellums; la membrane s'épaissit fortement, elle montre quelquefois des stries concentriques (*fig.* 24); sur les kystes âgés, la surface est parfois mamelonnée (*fig.* 25).

L'histologie de ces kystes montre l'existence, à l'intérieur de ces cellules, d'un noyau ordinaire, accolé à un gros pyrénoïde : quelques kystes sont binucléés (*fig.* 23); dans ce cas, les deux noyaux sont côte à côte. On peut se demander si ces kystes binucléés ne donnent pas naissance à des phénomènes d'autogamie sexuelle, analogues à ceux que nous avons décrits, il y a quelque temps, dans l'*Anthophysa vegetans* (1); c'est là une question qui n'a pas reçu jusqu'ici de solution. Tout ce que l'on peut dire actuellement, c'est que les kystes à deux noyaux du *Stephanoptera* ne sont autre chose que les individus binucléés dont nous avons signalé la présence au milieu des individus ordinaires.

La membrane des kystes se colore en violet par le violet de gentiane; quant aux zoospores, la très mince couche de périplaste qui les entoure ne se teinte que lentement : il en est de même des flagellums.

La germination de ces kystes n'a pas été obtenue : il est probable qu'elle ne

---

(1) P.-A. Dangeard, *Études sur le développement des organismes inférieurs* (*Le Botaniste*, 1e série, p. 150).

diffère pas de celle que nous avons décrite autrefois dans le *Polyblepharis si gularis;* dans cette dernière espèce, le protoplasma sort sous une form amiboïde, qui prend un peu plus tard les caractères de l'espèce.

Considérations générales sur la famille. — On ne saurait nier, au point de v phylogénétique, l'intérêt qui s'attache à cette famille des *Polyblepharideæ* (en particulier, au genre *Stephanoptera*.

Actuellement, on accepte sans discussion le caractère végétal des Chlamyd monadinées et des Volvocinées ; or, la structure des Polyblepharidées est exa tement semblable à celle des cellules de *Chlamydomonas* ou de *Pandorina;* chromatophore possède la même organisation et joue le même rôle; la nutriti holophytique s'y effectue avec des caractères identiques.

Malgré cette ressemblance complète, les *Polyblepharideæ* représentent u groupe plus primitif : il suffit, pour en être convaincu, d'envisager leur mo de reproduction. Cette bipartition longitudinale, à la façon d'un *Monas*, l rattache aux Monadinées ordinaires par la base; elles n'en diffèrent que par présence de chlorophylle et par la nutrition végétale superficielle.

Ce caractère primitif est encore accentué par la persistance des déformatio amiboïdes; celles-ci, nous l'avons vu, sont encore assez accusées, et cons tuent une véritable métabolie; la fixité de la forme est beaucoup moins gran que chez beaucoup de Flagellés.

On ne saurait que difficilement échapper à la conclusion que nous avons fo mulée à diverses reprises : *La série des Algues se détache en divers points du grou des Flagellés ; il existe plusieurs points de contact;* celui des *Polyblepharideæ* av les Flagellés se fait au niveau des *Monas* et des genres voisins.

La confirmation de ces affinités se trouve dans le mode d'origine des flag lums ; malgré nos observations anciennes sur le *Polyblepharis*, il se trou encore des protistologues qui admettent que les nouveaux flagellums pr viennent de la bipartition des anciens. Le doute n'est plus permis : un flag lum nouveau pousse à la façon d'un pseudopode; il est relativement fac d'assister chez le *Stephanoptera* à la naissance de ces organes.

Il sera intéressant, au même point de vue, de suivre les détails de la divisi nucléaire dans ce genre ; nous serions bien surpris si le mode de division noyau était différent de celui des *Monas* et des Chlamydomonadinées (¹).

La question du nombre des flagellums soulève une question de classificati générale qui a son importance; quelques auteurs, selon nous, accordent da

---

(¹) P.-A. Dangeard, *Le Botaniste*, 6ᵉ série, p. 65, et 11ᵉ série, p. 160.

leurs classifications une trop grande valeur au nombre des flagellums, qu'il s'agisse des Protozoaires ou des Protophytes.

Ainsi, Lotsy diviserait volontiers les Champignons zoosporés en deux séries, d'après le nombre des flagellums [1]. La première serait caractérisée par des zoospores monotriches et comprendrait la majorité des Chytridinées; la deuxième série comprendrait les espèces à plusieurs fouets égaux, les Isocontes, c'est-à-dire la plupart des Siphomycètes et le reste des Chytridinées. Bon nombre de mycologues adoptent cette manière de voir et Vuillemin, en particulier, attribue un point de départ différent aux deux séries, acceptant que les Chytridinées sont très proches parentes des Monades, conformément à notre opinion, mais admettant, par contre, que « les Phycomycètes dérivent des Flagellates par l'intermédiaire des Algues vertes, conformément à la théorie classique » [2].

Serbinow, de son côté [3], admet que les Chytridinées doivent former des groupes indépendants : Myxochytridinées et Mycochytridinées; le premier est caractérisé par des zoospores à un seul flagellum, alors que dans le second groupe les zoospores possèdent deux flagellums.

Nous n'avons pas l'intention de discuter ici cette question très complexe.

Nous partageons pleinement l'opinion de Senn qui ne fait intervenir le nombre des flagellums qu'en quatrième ligne, lorsqu'il s'agit de la systématique des grands groupes [4].

L'exemple du *Stephanoptera Fabreæ*, où, à côté de la forme normale biflagellée, on trouve des individus à trois ou à quatre flagellums, est tout à fait démonstrative à cet égard.

Les kystes du *Stephanoptera* sont de deux sortes : les uns ont un noyau unique; les autres sont binucléés. La parenté de ces Algues inférieures avec les Monadinées autorise à supposer que les kystes binucléés sont le siège d'une fécondation nucléaire identique à celle que nous avons signalée chez l'*Anthophysa vegetans*. Des expériences nouvelles, seules, peuvent établir la valeur de cette hypothèse.

La germination des kystes n'est connue que dans les *Polyblepharis*; le contenu du kyste sort à la façon d'une amibe, en rampant sur la paroi; ce n'est

(1) Lotsy, *Vortrage über botanische Stammesgeschichte*. Iéna, Fischer, 1907.

(2) Paul Vuillemin, *Les bases actuelles de la systématique en mycologie* (*Progressus rei botanicæ*, Bd. II, p. 112 du tiré à part).

(3) Serbinow, *Scripta hort. bot. Petrop.*, Bd. 24, 1907.

(4) Senn, *Flagellata*, dans *Die naturlichen Planzenfamilien* de Engler et Prantl, p. 109. Leipzig, 1900.

qu'après, lorsqu'il s'est dégagé complètement de l'enveloppe, qu'on le voit s'o ganiser en une zoospore ciliée; le tout demande un quart d'heure environ. N anciens dessins représentent un individu sortant du kyste et se séparant deux à ce stade amiboïde; la chose nous paraissait tellement invraisemblab que nous avions hésité à rapporter le fait : aujourd'hui, avec ce qu'on conna de la métabolie de ces êtres, l'observation peut être considérée comme exact la germination du kyste est donc parfois suivie d'une bipartition du corps.

II. — *Chlorodendraceæ.*

Cette famille a été créée par Oltmanns pour les deux genres *Chlorodendron* *Prasinocladus* (¹); ceux-ci ne renferment jusqu'ici, chacun, qu'une seu espèce; l'une est le *Chlorodendron subsalsum*, découverte par Davis en 189 dans de l'eau saumâtre, près de Cambridge, dans le Massachusetts (²); semble que cette espèce n'ait pas été rencontrée ailleurs depuis cette époqu la seconde espèce est le *Prasinocladus lubricus* Kuckuck, qui a été décri en 1894 dans des cultures en mauvais état, et, sauf erreur, la seule stati indiquée jusqu'ici est l'île d'Helgoland (³).

Ces Algues étaient très incomplètement connues et leur description inexac sur plusieurs points importants.

En étudiant la flore des bacs de l'aquarium au Laboratoire de Roscoff, no avons rencontré ces deux espèces végétant ensemble : elles sont, dans ces co ditions, assez difficiles à distinguer l'une de l'autre; comme elles ressemble d'autre part, aux espèces du genre *Colacium*, il y avait intérêt à bien caractéris chaque espèce (⁴).

1° Le *Prasinocladus lubricus* Kuckuck (*Pl. II*, *fig.* 1-13). — Cette espèce la plus massive des deux; elle forme, selon Kuckuck, des cellules supporté par des pédicelles courts, larges, de nature gélatineuse; elles sont réunies colonies; chaque cellule a une longueur de 13$^{\mu}$ à 20$^{\mu}$ et une largeur de 7$^{\mu}$ à 11 le chromatophore serait découpé, au début, en sortes de bâtonnets, réunis pl tard en un manteau; de celui-ci se détache un prolongement qui se dirige ve

(¹) Oltmanns, *Morphologie und Biologie der Algen*, Vol. I, 1904, p. 136.

(²) Davis, *Euglenopsis a new Alga-like organism* (*Annals of Botany*, t. VIII, 1894).

(³) Kuckuck, *Bemerk. zur marinen Algenvegetat. von Helgoland* (*Wiss. Meeresunters, neue Fol* t. I, p. 261-262).

(⁴) P.-A. Dangeard, *Sur deux organismes inférieurs rencontrés au Laboratoire de Rosc* (*Comptes rendus*, t. 151, 1910, p. 765).

le centre de la cellule ; ce corps est recouvert d'amidon ; il ressemble à un pyrénoïde ; à son intérieur existe *une cavité où le noyau serait logé*.

Les cellules deviennent libres sous forme de zoospores asexuelles possédant quatre flagellums, un point oculiforme situé vers le milieu du corps ; la division est longitudinale.

D'après nos observations, les zoospores du *Prasinocladus* possèdent bien quatre flagellums, qui sont de la grandeur du corps (*Pl. II, fig.* 2) ; ils sont insérés dans une sorte d'échancrure antérieure ; ces zoospores sont élargies à l'avant et le corps se termine en pointe. Le chromatophore, dans nos cultures, n'a jamais montré les caractères signalés par Kuckuck ; il est, comme celui de beaucoup de *Chlamydomonas*, massif dans la partie postérieure du corps ; à l'avant, il délimite une chambre, souvent assez petite, renfermant le protoplasma et le noyau ; cette chambre se prolonge plus ou moins loin vers le bas ; le pyrénoïde, entouré d'une mince couche d'amidon, occupe le centre du chloroleucite ; le stigma est vers le tiers supérieur du corps, et non dans sa partie médiane : il est situé au contact de la membrane, qui est mince et incolore.

Le noyau, très petit, a la structure ordinaire, avec un nucléole central ; il se trouve dans le protoplasma, à la hauteur du stigma ; un rhizoplaste court le relie à la base des flagellums (*Pl. II, fig.* 1).

Pour former une colonie, la zoospore se fixe par l'avant sur le substratum ; il se produit en ce point, après disparition des flagellums, une abondante sécrétion gélatineuse, qui constitue bientôt à la cellule un épais piédestal cylindrique ; les couches successives de gélatine sont indiquées par des stries très rapprochées (*Pl. II, fig.* 1).

La cellule qui occupe ainsi le sommet de la colonne peut être mise directement en liberté, sous forme de nouvelle zoospore ; plus souvent, elle se divise en deux par bipartition longitudinale sous une membrane d'enveloppe plus ou moins gélatineuse et d'épaisseur variable ; quelquefois, il y a une double bipartition longitudinale et par conséquent quatre cellules (*Pl. II, fig.* 1, 4, 5).

Ce fait est assez intéressant ; il montre comment, dans la reproduction longitudinale libre, telle que celle des *Polyblepharideæ*, la production d'un peu de gélatine autour de la cellule mère suffit pour que celle-ci se transforme en un véritable sporange comme dans ce *Prasinocladus*. Nous saisissons ainsi le passage aux Chlamydomonadinées et aux Volvocinées, familles chez lesquelles le sporange est nettement caractérisé.

Le mode de formation des colonies est assez particulier et il faut beaucoup d'attention avant de pouvoir en saisir le véritable caractère.

Lors de la division de la cellule mere dans le protosporange, les deux cellules

filles provenant de la bipartition longitudinale se trouvent orientées en sen inverse (*Pl. II*, *fig*. 4-6); cela tient à ce que le fuseau nucléaire, au lieu d rester perpendiculaire à l'axe du corps, s'allonge et se dispose obliquement dan la chambre protoplasmique qui, elle-même, s'est étendue vers le bas; le pyrénoïd se dédouble.

Des deux cellules formées, celle qui regarde du côté du piédestal ne chang pas de position, tandis que la seconde pivote sur elle-même et se trouve rejeté sur le côté, de façon que sa partie antérieure est maintenant aussi fixée du côt de la base (*Pl. II*, *fig*. 7-9).

La première cellule, par sa sécrétion de gélatine, continue l'ancien piédestal la seconde cellule en produit un autre qui se greffe sur le premier, plus ou moin obliquement comme un rameau.

On s'explique ainsi que, dans les colonies, toutes les cellules regardent ver le support, malgré leur orientation différente dans le protosporange.

Les colonies arrivent ainsi à se ramifier plus ou moins régulièrement mais les rameaux dans cette espèce ne sont jamais bien nombreux et ils resten courts ordinairement (*Pl. II*, *fig*. 8-11).

Si les colonies n'arrivent pas à être plus massives et plus ramifiées, cela tien à ce que leur développement se trouve interrompu à un moment donné par l mise en liberté des cellules; ces cellules reprennent la vie active sous forme d zoopores ordinaires.

Le développement de cette Algue si curieuse n'a jamais montré jusqu'ici au cune trace de reproduction sexuelle par gamètes, mais il existe une formatio de kystes; ce sont des cellules qui, au lieu de subir une bipartition dans le pro tosporange, contractent leur protoplasma, s'arrondissent en sphère et s'en tourent d'une épaisse membrane; ces kystes renferment de nombreux globule oléagineux; ils ressemblent aux oospores des Chlamydomonadinées (*Pl. I*, *fig*. 12).

Nous conseillons à ceux qui reprendront ces observations de porter leu attention sur le début de la formation de ces kystes afin de voir s'il n'existera pas là par hasard une fusion nucléaire s'effectuant entre deux noyaux d'un cellule mère, comme dans plusieurs exemples connus d'autogamie.

2° Le *Chlorodendron subsalsum* Davis (*Pl. II*, *fig*. 14-27). — Cette espèce été découverte par Davis, en 1893, dans de l'eau saumâtre, près Cambridge, dan le Massachusetts ([1]); il semble qu'elle n'ait pas été rencontrée ailleurs jusqu'ic

(1) Davis, *loc. cit.*

Davis avait désigné cette espèce sous le nom d'*Euglenopsis subsalsa*; comme ce nom de genre avait déjà été employé pour désigner un autre organisme, Senn l'a changé en celui de *Chlorodendron* (¹) qui a été adopté par Oltmanns.

Le *Chlorodendron subsalsum* avait une végétation très florissante dans les nombreux bacs de l'aquarium de Roscoff; sa grande ressemblance avec le *Prasinocladus lubricus* est frappante; une étude attentive du développement montre cependant des différences importantes, aussi ne doit-on pas réunir, semble-t-il, les deux espèces dans le genre *Prasinocladus*, ainsi que le propose le savant algologue américain Collins (²).

Les zoospores ont une longueur de 12^{μ} à 20^{μ} sur une largeur de 6^{μ} à 10^{μ}; elles sont ovales allongées (*Pl. II, fig.* 15); la partie antérieure la plus large présente une sorte d'échancrure du milieu de laquelle partent quatre flagellums, le stigma se trouve à l'avant, le chromatophore est parfois assez difficile à délimiter nettement; en général, il est annulaire avec une partie médiane épaissie; c'est là au milieu du corps que se trouve le pyrénoïde; le protoplasma occupe ainsi une chambre antérieure dans laquelle se trouve le noyau et une chambre postérieure qui communique par un espace plus ou moins large avec la première; en section optique, ce chromatophore offre l'aspect d'un H; sa substance, en dehors de la couche d'amidon qui recouvre le pyrénoïde, renferme souvent de nombreux grains d'amidon; sa couleur est d'un beau vert clair; nous n'avons point remarqué cette apparence en réseau signalée par Davis, mais il se peut que cette structure du chloroleucite existe en certains cas.

Le noyau est situé au-dessus du pyrénoïde dans le cytoplasme; il est très petit avec une membrane nucléaire, un nucléole central et une faible quantité de nucléoplasme.

Si les zoospores ne se distinguent qu'avec difficulté de celles du *Prasinocladus*, le développement des colonies a lieu différemment.

Les zoospores, après un certain temps d'activité, s'arrêtent; elles se fixent solidement par l'avant sur le substratum; les flagellums disparaissent; la membrane de la cellule devient plus apparente, une production abondante de gélatine a lieu au point d'attache (*Pl. II, fig.* 16).

Les colorations à ce stade permettent quelques constatations intéressantes; la membrane traitée par la safranine et le violet de gentiane se colore en rose ou en violet, mais à l'avant de chaque cellule, on voit une calotte de substance gélifiée qui se colore très fortement en rouge; cette calotte est assez épaisse,

---

(¹) Senn, *loc. cit.*, p. 187.
(²) Collins, *The green Algae of North America*, 1909, p. 141.

bien délimitée, ordinairement d'aspect homogène; parfois cependant sa structui est légèrement granuleuse. L'emploi de l'hématoxyline fournit un autre rense gnement; à partir du noyau, il existe une sorte de cordon assez épais chroma tique qui vient se terminer sur cette sorte de calotte; au-dessous et jusqu'à un certaine distance, on aperçoit les couches successives de gélatine qui remplisser le pédicelle.

D'après cela, il semblerait que le noyau joue un rôle actif dans la productio de cette gélatine ou de ce mucus gélatineux.

Pendant cette production de gélatine et l'allongement rapide du tube qui e est la conséquence, la cellule présente souvent un bord échancré et le chrom tophore est découpé en tubes plus ou moins aigus (*Pl. II*, *fig.* 17).

La cellule à un moment donné se divise par une simple bipartition; cette div sion est fréquemment longitudinale ou oblique (*Pl. II*, *fig.* 18-19), ainsi qu l'a indiqué Davis, mais elle est aussi, quoique plus rarement, transversale; le cellules filles qui en proviennent, ont toujours leur avant tourné du côté d pédicelle; elles ont donc la même orientation, contrairement à ce que nou avons constaté pour le *Prasinocladus*.

Le mode de ramification est dans ces conditions très différent : si la divisio est transversale, les deux cellules s'éloignent l'une de l'autre dans le même tub (*Pl. II*, *fig.* 20); si la division est longitudinale ou oblique, l'une des cellul peut glisser sur l'autre et l'apparence reste encore la même (*Pl. II*, *fig.* 22 mais parfois aussi, il y a production d'un rameau, si les deux cellules s séparent. La ramification est souvent produite également par les cellules q restent en arrière dans le tube. En effet, ces tubes présentent de place en pla des sortes de cloisons transversales; ces cloisons offrent un obstacle à l'allo gement des cellules sous-jacentes, lorsque celles-ci, continuant leur sécrétio viennent à buter contre ces cloisons; elles dévient de leur direction, tr versent la paroi du tube donnant naissance à une nouvelle ramificatio (*Pl. II*, *fig.* 14).

On observe ainsi, dans cette espèce, des colonies arborescentes d'aspect tr varié, avec des pédicelles qui peuvent atteindre une assez grande longueur; le cellules sont intercalaires ou terminales, au repos ou en bipartition; deux bipa titions se succèdent parfois rapidement, on a alors un groupe de quatre cellul réunies ensemble.

Dans ces colonies, les tubes sont la continuation de la membrane des ce lules : celles-ci abandonnent continuellement à leur partie basilaire une sécr tion gélatineuse; si celle-ci est épaisse, il y a apparence de cloisons ou d'u espace plus ou moins long avec stries concentriques, comme dans le *Prasin*

cladus; si cette sécrétion se réduit à un mucus, les tubes paraissent vides.

Cette espèce est attaquée par deux parasites : l'un appartient à la famille des Chytridinées; le second est une Monadinée zoosporée.

Voici la description sommaire de ces deux espèces qui sont nouvelles :

1° *Pseudospora subsalsa* sp. nov. — Cette espèce était assez abondante dans les cultures de *Chlorodendron subsalsum;* les cellules terminales des colonies avaient plus particulièrement à souffrir de ce parasite : celui-ci pénètre dans les cellules sous forme d'une zoospore; celle-ci grossit en absorbant à son intérieur une partie du protoplasma et du chloroleucite de la cellule hospitalière : il a constitué ainsi un sporange à contour variable, souvent elliptique, au milieu duquel s'accumulent les résidus rougeâtres de la digestion; en dehors du sporange, on aperçoit les restes du chloroleucite en un ou plusieurs fragments. A un moment donné, dans le sporange, la couche de protoplasma granuleux et incolore, qui entoure les résidus, se fragmente simultanément en une douzaine de zoospores ou davantage (*Pl. II, fig.* 26) : elles sont arrondies, possèdent un petit noyau et sont munies d'un long flagellum ; elles sont mises en liberté par destruction du tube (*Pl. II, fig.* 27).

Ce sont là les caractères du genre *Pseudospora* parmi les Monadinées zoosporées; nous n'avons pas eu malheureusement l'occasion d'observer les kystes dans cette espèce.

Le *Pseudospora subsalsa* est une espèce ayant un habitat marin; à cet égard, elle est intéressante, car les principales espèces connues, *P. Nitellarum* Cnk., *P. parasitica* Cnk., *P. aculeata* Zopf, etc., vivent en parasite sur des organismes d'eau douce (¹).

Le second parasite, qui attaque les *Chlorodendron*, appartient aux Chytridinées, il vit, comme le *Pseudospora*, à l'intérieur des cellules, sous forme de germes endogènes; mais la distinction est facile, car ces germes sont toujours incolores, la nutrition est végétale, ils sont sphériques (*Pl. II, fig.* 23-24).

On peut ranger cette Chytridinée dans le genre *Olpidium*, avec toutes les réserves que comportent les difficultés d'une détermination exacte (²).

Le développement rappelle complètement celui des autres espèces : le germe sphérique, d'abord très petit, grossit au sein de la cellule, sans trop l'endommager tout d'abord; il arrive même quelquefois à maturité, en ayant respecté

(¹) P.-A. Dangeard, *Recherches sur les organismes inférieurs* (*Thèse*, Paris, 1886). — Zopf, *Untersuchung. über Parasiten aus der Gruppe der Monadinen.* Halle, 1887.

(²) *Voir*. à ce sujet, l'excellent travail de Minden, *Chytridiineæ*.

le pyrénoïde et une partie du chloreucite; plus fréquemment cependant, l[a] cellule se désorganise complètement et son contenu devient jaunâtre. A matu[-]rité, le sporange se divise en zoospores arrondies qui sortent, comme chez le[s] autres espèces, par un col plus ou moins long; celui-ci atteint la surface de l[a] cellule hospitalière et la perfore, permettant ainsi la sortie des zoospores dan[s] le milieu extérieur : ces zoospores n'ont probablement qu'un seul flagellum[,] mais nous ne saurions l'affirmer avec certitude.

L'intérêt de cette espèce, comme celui de la précédente, consiste dans so[n] habitat marin, d'où le nom d'*Olpidium marinum* que nous lui donnons.

Les *Chlorodendraceæ* ne comprennent actuellement que ces deux genres bie[n] étudiés, *Prasinocladus* et *Chlorodendron;* mais d'autres, comme les *Collinsiell[a]* et les *Ecballocystis*, viendront sans doute s'y ajouter plus tard, lorsqu'on possé[-]dera sur eux des renseignements plus complets. Il serait bien désirable égale[-]ment que l'on puisse étudier à nouveau les espèces des genres *Colacium* e[t] *Chlorangium*, afin d'établir quelles sont leurs affinités réelles avec les *Chloro-dendraceæ*.

Deux points attirent spécialement l'attention dans cette famille.

On se rend compte nettement de la façon dont la reproduction par simple bipartition du corps, qui existe encore chez les *Polyblepharideæ*, a été rem[-]placée par le sporange : il a suffi d'une sécrétion gélatineuse d'un début de membrane pour produire ce résultat.

On voit, d'autre part, comment ce protosporange, à deux cellules, constitu[e] un véritable sporange, lorsque ces cellules sont mises immédiatement e[n] liberté, sous forme de zoospores; il est au contraire le point de départ de l'ap[-]pareil végétatif plus ou moins compliqué, si ces cellules restent sans flage[l-]lums; c'est bien là, semble-t-il, la transition vers un thalle plus différenci[é] comprenant des cellules végétatives proprement dites et des cellules reproduc[-]trices, sporanges ou gamétanges.

Collins place les représentants de cette famille parmi les *Tetrasporaceæ*, e[n] compagnie des genres *Palmella*, *Botryococcus*, *Tetraspora*, etc. [1]; nous préfé[-]rons adopter l'opinion d'Oltmanns, qui en fait une famille indépendante : cet[te] famille se rattache directement aux Flagellés, par l'intermédiaire des *Polyble-pharidæ;* elle se continue probablement vers le haut, par les *Tetrasporaceæ* [et] les *Protococcaceæ*, après avoir contracté une anastomose avec les *Chlamy-domonadineæ*.

---

(1) Collins, *loc. cit.*, p. 136.

III. — *Protococcaceæ.*

L'Algue, décrite ici, s'est développée abondamment dans un flacon contenant de l'eau de mer à laquelle on avait ajouté quelques gouttes d'un bouillon de morue : la culture était sensiblement pure.

En examinant une parcelle du dépôt vert qui s'était formé au fond du vase, nous fûmes assez surpris de voir que cette Algue ressemblait par sa forme à une Levûre et qu'elle se multipliait par bourgeonnement; c'est ce caractère qui nous a décidé à étudier cet organisme en détail.

La cellule a une forme ovale : son grand diamètre est de 9^{μ} et 10^{μ}, sa largeur est de 5^{μ} à 6^{μ}; elle contient un chromatophore pariétal muni d'un pyrénoïde (I); dans le cytoplasme incolore se trouve un noyau nucléolé à structure ordinaire.

Par sa forme, cette Algue ressemble un peu au *Coccomyxa lacustris* Chodat [1], mais elle en diffère par l'existence d'un pyrénoïde, son développement dans l'eau de mer et son mode de multiplication.

La membrane présente des caractères particuliers : elle se colore en bleu directement par l'action de l'iode, comme si elle était formée d'amidon : ce bleuissement direct de la membrane cellulaire par l'iode est un phénomène assez rare pour qu'il mérite d'être signalé ici.

La multiplication est très rapide : la cellule, à son extrémité amincie, s'al-



Fig. 1. — *Heterogonium salinum.* — Structure et développement.

longe et forme un bourgeon dont le diamètre varie du tiers aux deux tiers de celui de la cellule mère; pendant ce temps, le chloroleucite s'est étendu dans

(1) Chodat, *Sur le polymorphisme des Algues.* Genève, 1909.

le bourgeon après avoir divisé son pyrénoïde, le noyau s'est également divisé et une des moitiés est passée dans le bourgeon : celui-ci a donc maintenant la même structure que la cellule mère (II et III).

Au niveau de l'étranglement, qui est moins prononcé que dans la plupart des Levûres, une cloison double se forme perpendiculairement à l'axe : par séparation progressive et décollement des deux parties de cette cloison, le bourgeon se détache peu à peu de la cellule mère.

Il est assez rare qu'un nouveau bourgeon apparaisse avant que le premier se soit détaché ; on trouve cependant parfois une chaînette de trois ou quatre éléments.

Nous avons suivi le développement de cette Algue pendant plusieurs mois, sans rencontrer d'autre mode de développement ; lorsque la multiplication se ralentit, la cellule mère grossit parfois et s'arrondit en sphère : son bourgeon peut se montrer également sphérique.

Une autre particularité plus curieuse est celle-ci : il arrive parfois que la direction des cloisonnements change et que les cellules restent groupées en petites colonies de trois ou quatre cellules qui affectent alors l'aspect d'un *Pleurococcus* (1), les cellules en division sont même parfois à ce moment sensiblement égales (IV). Mais il est facile de s'assurer qu'il s'agit là d'une anomalie et que le mode de multiplication normal est le bourgeonnement.

Cette Algue est assez résistante vis-à-vis du milieu ; ainsi, elle continue à bourgeonner dans un liquide constitué par moitié d'eau de mer et de liquide de Knop : la diminution de la salure semblait avoir provoqué une diminution de la taille des cellules.

La membrane possède des propriétés spéciales qui explique peut-être sa résistance aux diverses concentrations du milieu : les cellules traitées par l'alcool n'abandonnent leur chlorophylle qu'au bout de plusieurs jours ; d'un autre côté, les réactifs colorants pénètrent difficilement.

En résumé, nous avons là un nouveau type d'une Algue probablement voisine des *Stichococcus* ; mais, tandis que chez les *Stichococcus* et les *Ulothorix* la division cellulaire est égale, ici cette division est un bourgeonnement ; nous ferons remarquer également que le *Stichococcus baccillaris* n'a jamais présenté dans nos cultures trace de pyrénoïde, ce qui confirme l'opinion de Chodat ; l'Algue que nous décrivons ici en possède toujours un très net ; il s'agit enfin d'un organisme marin qu'il sera intéressant de rechercher dans le planeton.

Nous proposons pour cette Algue le nom de *Heterogonium salinum*.

---

(1) Chodat, *loc. cit.*, p. 62.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Stephanoptera Fabreæ Dang.

Fig. 1-4. — Divers aspects des zoospores : *n*, noyau ; *c*, chromatophore.
Fig. 5-7. — Structure du noyau et du chromatophore.
Fig. 8-13. — Stades successifs de la bipartition du corps.
Fig. 14. — Apparence de la section optique du corps chez certains individus.
Fig. 15-16. — Une zoospore possédant quatre flagellums.
Fig. 17. — Une zoospore possédant trois flagellums dont l'un en formation.
Fig. 18-19. — Bipartition inégale.
Fig. 20. — Une petite zoospore provenant de cette bipartition.
Fig. 21 à 25. — Kystes à un seul noyau et kystes à deux noyaux.

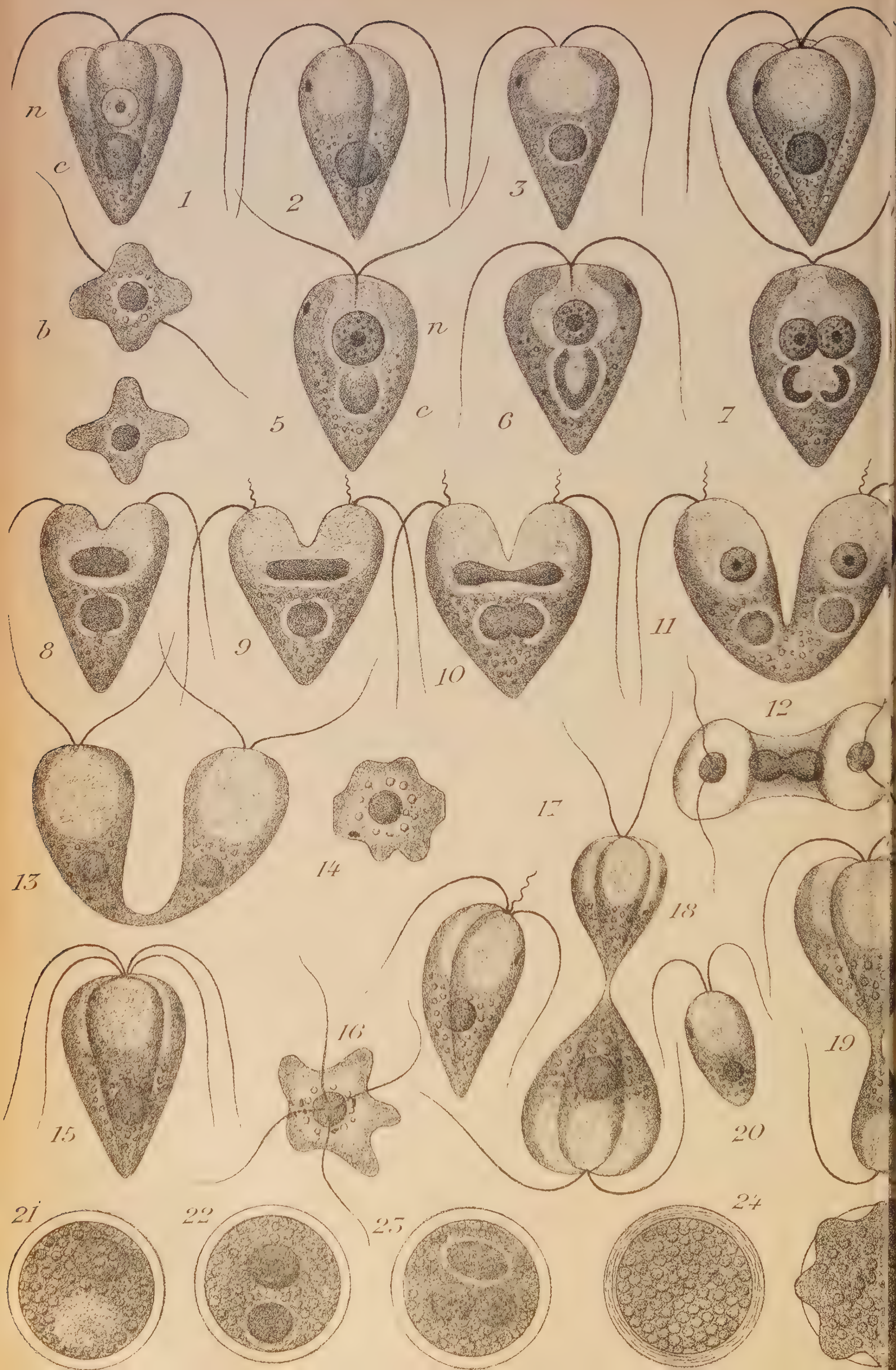
PLANCHE II.

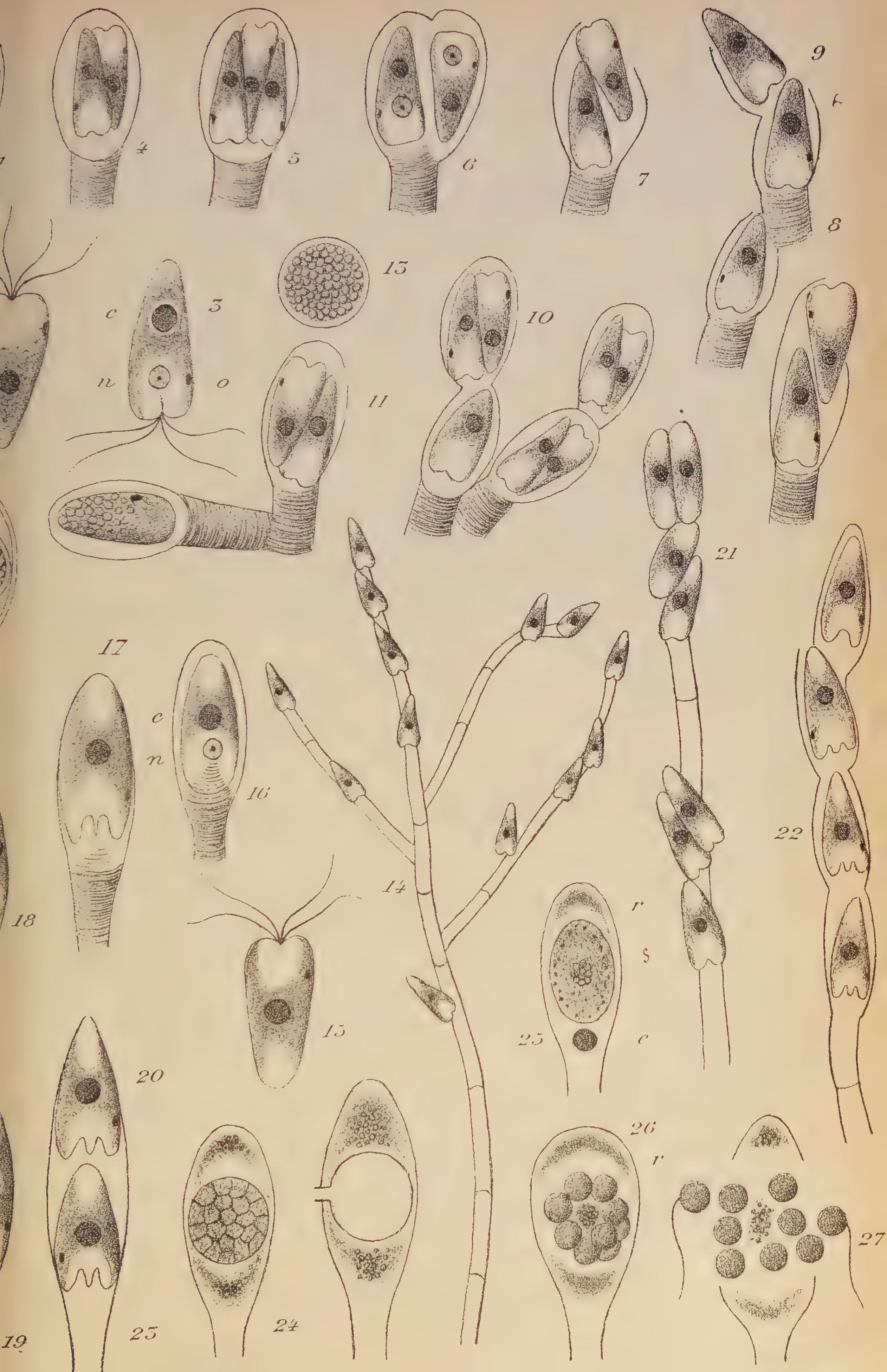
1° *Prasinacladus lubricus* Kuckuck (*fig.* 1-13).

Fig. 1. — Cellule fixée sur son piédestal gélatineux.
Fig. 2-3. — Zoospores avec leurs flagellums.
Fig. 4. — Bipartition du corps ; les deux cellules sont orientées en sens inverse.
Fig. 5. — Deux bipartitions successives.
Fig. 6-11. — Formation des colonies.
Fig. 12-13. — Kystes.

2° *Chlorodendron* (Euglenopsis) *subsalsum* Davis.

Fig. 14. — Une colonie arborescente.
Fig. 15. — Une zoospore.
Fig. 16. — Une cellule avec son chromatophore et son noyau.
Fig. 17-20. — Division de cellules terminales : la division est longitudinale, oblique ou transversale.
Fig. 21-22. — Deux aspects différents des rameaux végétatifs.
Fig. 23. — *Olpidium marinum* sp. nov. Sporange au moment de la formation des zoospores.
Fig. 24. — Le sporange est vide.
Fig. 25. — *Pseudospora subsalsa* sp. nov. Sporange avec résidus au centre : en *c*, portion de chloroleucite du *Chlorodendron*.
Fig. 26-27. — Formation et sortie des zoospores.


n
c
1
2
3
b
5
n
c
6
7
8
9
10
11
12
13
14
17
18
15
16
19
20
21
22
23
24


4
5
6
7
9
8
3
c
n
o
13
10
11
21
17
c
n
16
14
22
18
15
r
s
25
c
20
26
r
27
19
23
24

La détermination des rayons actifs dans la synthèse chlorophyllienne,

Par P.-A. Dangeard.

Le principe de la nouvelle méthode que nous avons introduite en physiolog végétale, pour la détermination du rôle exact des radiations dans la synthè chlorophyllienne, a déjà été exposé à plusieurs reprises. Rappelons que ce méthode consiste à cultiver une Algue comme le *Chlorella vulgaris*, dépourv de tout élément reproducteur mobile, en face d'un spectre bien pur; comm milieu de culture, on choisit le liquide de Knop, dans la composition duqu n'entre aucune trace de carbone organique.

Dans ces conditions, l'Algue ne pourra se développer qu'en face des radiatio qui lui permettront de décomposer l'acide carbonique dissous dans l'eau; l'obscurité comme en face des radiations inactives, l'enduit vert de l'Alg manquera; le degré même d'activité sera indiqué par le développement mêm du *Chlorella*, qui sera plus ou moins abondant.

Enfin, si la synthèse chlorophyllienne est réellement effectuée par l'énerg retenue par la chlorophylle dans les bandes d'absorption, l'Algue dessinera c bandes d'absorption ou tout au moins celles d'entre elles qui sont actives.

Dans une première expérience, communiquée à l'Académie des Sciences 30 janvier 1911 [1], nous avons fourni les premiers résultats obtenus avec cet méthode.

Le maximum d'action des rayons se trouve correspondre exactement à bande I d'absorption de la chlorophylle : rien ne justifie l'opinion, récemme soutenue par toute une école, que les rayons les plus réfrangibles aient, dans photosynthèse, une action en rapport avec leurs propriétés photographiques leur forte absorption par la xanthophylle.

Dans cette Note, nous indiquions les conditions dans lesquelles il y aura lieu de reprendre cette expérience, afin de la mettre à l'abri de toute objecti sérieuse.

1° Nous avions fait agir le spectre sur l'Algue, alors qu'elle formait déjà, s la paroi de la cuve de culture, un revêtement mince; l'action des radiatio

---

[1] P.-A. Dangeard, *Sur la détermination des rayons actifs dans la synthèse chlorophyllien* (*Comptes rendus*, t. 152, p. 277).

tives ne se dégageait donc que par les différences de végétation, en fin d'ex-
rience.

Dans l'expérience nouvelle que nous venons de faire, il n'en est plus ainsi : us nous bornons à ensemencer du papier buvard blanc avec l'eau d'une cul-re. Pour que la répartition des germes à la surface du papier soit bien égale, suffit d'agiter fortement pendant quelques instants le flacon de culture avant mmersion du papier : celui-ci ne montre, après l'ensemencement, aucune ice appréciable de l'Algue, par suite de la petitesse des germes.

Ce papier, étendu sur la paroi de la cuve de culture graduée, reçoit les radia-ons du spectre : dans ces conditions, comme il n'existe pas de végétation préa-ole, le spectrogramme de croissance obtenu délimite nettement les radiations tives de celles qui ne le sont pas.

2° Dans notre première expérience, nous ne disposions que d'un spectro-aphe à vision directe, très dispersif pour la partie violette du spectre ; on uvait donc objecter que, si les radiations les plus réfrangibles s'étaient mon-ées inactives, cela était dû à ce que leur intensité était trop faible.

Afin d'éliminer cette cause possible d'erreur, nous avons fait construire un ectrographe à prisme de quartz ; le spectre lumineux a une largeur de 18^{mm} ulement, sur lesquels l'infra-rouge, le rouge et l'orange occupent 6^{mm} envi-1, alors que le jaune et le vert occupent cinq divisions : le bleu, l'indigo et le olet s'étendent sur 8^{mm} environ ; chaque millimètre comprend donc de 15 .o longueurs d'onde en moyenne, selon les régions.

La source lumineuse est une lampe Nernst fonctionnant jour et nuit ; elle se uve éloignée de la cuve de culture de 1^{m},70 ; la lumière est projetée sur la te du spectrographe par une lentille de quartz.

L'expérience a commencé le 18 octobre dernier, la température du laboratoire it de 16°, avec de légers écarts en plus ou en moins.

Dès le quatrième jour on apercevait déjà une ligne verte au-dessus de la divi-n 65, il était facile de s'assurer que cette première apparence de végétation respondait exactement à la largeur de la bande I d'absorption de la chloro-ylle du *Chlorella*, lorque celle-ci est en solution faible, d'où cette première nclusion :

Il existe une concordance absolue entre la végétation d'une Algue verte et l'ab-ption des radiations par la chlorophylle qu'elle contient, le maximum d'action rouve entre λ 660 *et* λ 670.

Le 25 octobre, une bande verte se voit nettement entre les divisions 64 et 65 ; te bande dépasse un peu la division 65, allant jusqu'à 65,5 ; on aperçoit un

début de végétation jusqu'à 63 et peut-être des traces jusqu'à la division
d'où cette autre conclusion :

La végétation se développe dans l'ordre même où s'étend l'absorption d'une so tion de chlorophylle au fur et à mesure que la concentration augmente.

En effet, après les rayons λ 670-660 possédant le maximum d'action, n trouvons, avec une énergie un peu moindre, les rayons 680-670 et les ray 660-630; les radiations λ 630-600 qui viennent ensuite sont beaucoup p faibles que les précédentes; enfin, de la division 63 à la division 61, les ray de longueur d'onde λ 600-570 ont agi, mais très faiblement, sur la végétation

Le 9 novembre, la végétation du *Chlorella* s'est accentuée entre les divisi 61 et 65,5, mais elle montre toujours les différences signalées dans l'observat du 25 octobre. On voit en plus une trace très légère de développement jus la division 58, c'est-à-dire jusqu'à la longueur d'onde λ 520.

De λ 520 jusqu'à λ 400 et au-dessous, il n'existe, semble-t-il, aucune tr sensible de l'Algue, d'où cette troisième conclusion :

Malgré la forte absorption de la xanthophylle dans cette région du spec surtout à partir de λ 490, l'énergie absorbée s'est montrée incapable d'assure synthèse chlorophyllienne.

Nous avions cru à la suite de notre première expérience de 1911 que les ray bleus et violets possédaient une action réelle, quoique presque négligea dans la synthèse chlorophyllienne; d'après cette seconde expérience d'inter tation plus facile que la première, il semble que cette action soit nulle ; pou pas préjuger des expériences ultérieures, disons qu'elle est négligeable.

Le 18 novembre, la culture ne présente aucun changement bien apprécia on remarque seulement que les cellules de l'Algue en se multipliant ne sont toutes retenues à la paroi verticale formée par le papier buvard, elles tourn sur le fond de la cuve et s'accumulent en un dépôt vert assez abondant qui s'ét entre les divisions 65,5 et 63.

Une autre constatation est intéressante : le trait de la division 65 marqu la cuve est reproduit en blanc sur le fond vert de la culture; cela tient à ce les radiations ont été arrêtées par la ligne noire de cette division et que derr cette ligne, le *Chlorella* s'est comporté comme à l'obscurité : il ne s'est pas d loppé.

Cette nouvelle méthode, dans laquelle la plante photographie elle-mêm rayons actifs dans la synthèse chlorophyllienne, avec le degré d'intensité de

on, mettra fin, il faut l'espérer, aux controverses et aux contradictions qui se t accumulées sur le rôle des radiations.

Elle fournit une base solide pour des recherches ultérieures, lorsqu'il s'agira légager l'action de la température, de l'intensité d'éclairement, de la quan- de CO^2 disponible sur le spectrogramme de croissance.

Mais la première recherche qui s'impose est de soumettre à l'action du spectre culture de *Chlorella* sur milieu renfermant du glucose, par exemple sur agar ritif glucosé.

On sait, en effet, que Grintzesco, confirmant les observations de Radais, a enu sur ce milieu glucosé de belles cultures vertes de *Chlorella vulgaris* à scurité ([1]); le spectrogramme de croissance promet, dans ces conditions, tre particulièrement intéressant.

En attendant, constatons combien l'interprétation des spectrogrammes de issance modifie profondément certaines conceptions relatives à l'assimilation orophyllienne.

Ainsi, dans un Mémoire récent, Lubimenko formule les conclusions sui- tes ([2]) :

La fixation réelle du carbone par la plante verte, exprimée par l'augmen- on du poids sec au cours de son développement est influencée inégalement les rayons de diverses couleurs. La production maxima de la substance ne correspond aux rayons bleu violet et non aux rayons rouges du spectre. ugmentation du poids sec aux rayons jaune orange est inférieure à celle rayons rouges et le minimum de cette augmentation tombe sur les rayons ts. Notre méthode donne un résultat totalement différent. La production ima de la substance sèche, qui correspond à la multiplication et au déve- pement des cellules de *Chlorella* a lieu dans la partie rouge orange du spectre, ctement en face des radiations λ 670-660 : cette production diminue jusqu'à e° environ ; la production minima de substance sèche, ou son absence totale, respond aux rayons bleu violet.

L'emploi, dans nos expériences, d'un spectre très pur, alors que Lubi- nko utilise des verres colorés, ayant par conséquent des radiations parasites, it à expliquer la contradiction des résultats.

GRINTZESCO, *Contribution à l'étude des Protococcacées* (*Revue générale de Botanique*, t. XV,).

LUBIMENKO, *L'assimilation chlorophyllienne et la production de la substance sèche à la lumière che et à la lumière colorée* (*Revue générale de Botanique*, 1911, p. 1-14).

» On voit que la méthode des spectrogrammes de croissance arrive à heure pour fixer définitivement les caractères de l'assimilation chlorop lienne et le degré d'activité des rayons du spectre dans la synthèse ch phyllienne. »



NOTICE

SUR LES

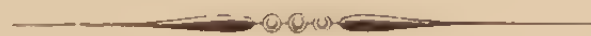
TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

M. P.-A. DANGEARD,

CHARGÉ DE COURS A LA SORBONNE,

ANCIEN PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE POITIERS.



PARIS,

GAUTHIER-VILLARS, IMPRIMEUR-LIBRAIRE

DU BUREAU DES LONGITUDES, DE L'ÉCOLE POLYTECHNIQUE,

Quai des Grands-Augustins, 55.

—

1911

TITRES ET FONCTIONS.

1878. Reçu à l'École Normale primaire d'Alençon.
1881. Instituteur adjoint à Chanu (Orne).
1882. Instituteur adjoint à Flers (Orne).
1883. Professeur de 7e et 8e au collège de Domfront (Orne).
1883. Préparateur de Botanique à la Faculté des Sciences de Caen.
1886. Chef des travaux de Botanique à la même Faculté.
1891. Maître de conférences de Botanique à la Faculté des Sciences de Poitiers.
1894. Professeur titulaire à la Faculté des Sciences de Poitiers.
1908. Chargé de cours de Botanique à la Faculté des Sciences de Paris.

GRADES UNIVERSITAIRES ET TITRES HONORIFIQUES.

1886. Docteur ès sciences naturelles.
1887. Lauréat de l'Institut (Prix Desmazières).
1898. Officier de l'Instruction publique.
1905. Lauréat de l'Institut (Grand prix des Sciences physiques).
1909. Chevalier de la Légion d'honneur (Promotion Lamarck).
1909. Présenté en seconde ligne à l'Académie des Sciences, dans la section de Botanique.
1911. Président de la Société mycologique de France.
1911. Membre du Conseil de la Société botanique de France.

Ancien Président de la Société régionale de Botanique. (Groupe de Poitiers).

Ancien membre du Conseil de la Société d'agriculture, arts et belles lettres de Poitiers.

Ancien membre du Conseil de l'Université de Poitiers, assesseur du Doyen.

LISTE GÉNÉRALE DES PUBLICATIONS

QUI FONT L'OBJET DE CETTE NOTICE.

1 1885 Note sur le *Chytridium subangulosum* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 88-91).

2 — Note sur le *Catenaria anguillulœ* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie,* p. 126-134).

3 — Note sur le développement des spores durables de *Pseudospora nitellarum* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 159-161).

4 1886 Recherches sur les organismes inférieurs. (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris).

5 — Recherches sur les organismes inférieurs (*Ann. des Sc. nat., Bot.*, 7e série, t. IV, p. 241-341). (Reproduction du nº 4).

6 — Sur un nouveau genre de Chytridinées, parasite des Rhizopodes et des Flagellates (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 240-242).

7 — *Vampyrella* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 177-178).

8 — Note sur la germination de l'oospore de l'*Anclyclistes Closteri Rftz* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*).

9 1887 Observations sur le développement du *Chlamydococcus pluvialis* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 43-49).

10 — Un procédé opératoire en Histologie végétale (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 84-87).

11 — Note sur le genre *Chlamydomonas* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 151-158).

12 — Note sur le genre *Chlorogonium* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 160-164).

13 — Remarque sur les canaux secréteurs de l'*Araucarié imbricata* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 174-177).

14 — Sur la polystélie dans le genre *Pinguicula* (en collaboration avec Barbé) (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 177-181).

15 — Le mode de propagation du *Nephrocytium Agardhianum* Nœg (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 196-198).

16 — La polystélie dans le genre *Pinguicula* (en collaboration avec Barbé) (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 307-309).

17 — Notes mycologiques. (Session cryptogamique des Sociétés botanique et mycologique en octobre 1897) (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 21-22).

18 — Sur l'importance du mode de nutrition au point de vue de la distinction des animaux et des végétaux (*C. R.*, séance du 28 novembre, p. 1076-1078).

19 1888 Observations sur les Cryptomonadinées (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 127-130).
20 — Sur la gaine foliaire des *Salicornieæ* Bezt. et Hook. (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 157-160).
21 — Observations sur l'anatomie des *Salsoleæ* (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 197-198).
22 — Les Péridiniens et leurs parasites (*Journal de Botanique*, 16 avril, p. 126-132, et 1er mai, p. 141-146).
23 — Nouvelles observations sur les *Pinguicula* (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 260-262).
24 — Sur un nouveau genre de Chytridinées parasite des Algues (*C. R.*, séance du 2 juillet, p. 50-51).
25 — Le rhizome des *Tmesipteris* (*C. R.*, séance du 23 juillet, p. 287-288).
26 — Sur la formation des renflements souterrains dans l'*Eranthis hyemalis* (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 366-368).
27 — Le mode d'union de la tige et de la racine chez les Angiospermes (*C. R.*, séance du 15 octobre, p. 635-637).
28 — La sexualité chez les Algues inférieures (*Journal de Botanique*, 16 octobre, p. 350; 1er novembre, p. 383 et 10 novembre, p. 415).
29 — Recherches sur les Algues inférieures (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 7e série, t. VII, p. 105-175).
30 — Recherches sur les *Cryptomonadinæ* et les *Euglenæ* (*Le Botaniste*, série I, p. 1-38).
31 — Mémoires sur les Chytridinées (*Le Botaniste*, série I, p. 39-74).
32 — Recherches sur la structure des *Salicorniæ* et des *Salsolaæ* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 88-95).
33 — Note sur la formation des anthérozoïdes dans l'*Eudorina elegans* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 124-138).
34 — Anatomie et développement de l'*Eranthis hyemalis* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 130-134).
35 — Sur deux nouvelles espèces de *Chytridium* (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, p. 152-153).
36 1889 Notice biographique sur M. Morière (*Journal de Botanique*, 1er janvier, p. 13-16).
37 — La chlorophylle chez les animaux (*C. R.*, séance du 24 juin, p. 1313-1314).
38 — Sur la nouvelle famille des Polyblépharidées (*C. R.*, séance du 8 juillet, p. 85-86).
39 — Étude du noyau dans quelques groupes inférieurs de végétaux (*C. R.*, séance du 29 juillet, p. 202-204).
40 — Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine chez les Dicotylédones (*Le Botaniste*, série I, p. 75-125).
41 — Mémoire sur les Algues (*Le Botaniste*, série I, p. 127-174).
42 — Recherches de morphologie et d'anatomie végétales (*Le Botaniste*, série I, p. 175-207).
43 — Étude du noyau dans quelques groupes inférieurs (*Le Botaniste*, série I, p. 208-210).
44 — Essai sur l'anatomie des Cryptogames vasculaires (*Le Botaniste*, série I, p. 211-270).

45 1890 Sur le mode d'union de la tige et de la racine chez les Gymnospermes. (*C. R.*, séance du 3 février, p. 253-254).

46 — Sur les oospores formées par le concours d'éléments sexuels plurinucléés (*C. R.*, séance du 19 septembre, p. 382-384).

47 — Contribution à l'étude des organismes inférieurs (*Le Botaniste*, série II, p. 1-58).

48 — Recherches histologiques sur les Champignons (*Le Botaniste*, série II, p. 63-149).

49 — Indications sur la récolte des Algues inférieures: modes de culture et technique (*Notarisia*, p. 1001-1007).

50 1891 Contribution à l'étude des Bactériacées vertes (*C. R.*, séance du 29 janvier, p. 251-253).

51 — Sur une Ustilaginée parasite des *Glaucium* (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, p. 71-72).

52 — La chlorophylle normale existe-t-elle chez les animaux ? (*Le Naturaliste*, p. 57-58).

53 — Sur l'équivalence des faisceaux dans les plantes vasculaires (*C. R.*, séance du 25 mai, p. 1228-1230).

54 — La couleur verte des animaux (*Le Naturaliste*, p. 128-129).

55 — Contribution à l'étude des Bactériacées vertes (Reproduction du n° 50) (*Le Botaniste*, série II, p. 151-160).

56 — Sur la présence de crampons chez les Conjuguées. (*Le Botaniste*, série II, p. 161-162).

57 — Mémoire sur la morphologie et l'anatomie des *Tmesipteris* (*Le Botaniste*, série II, p. 163-182).

58 — Note sur les Mycorhizes endotrophiques (*Le Botaniste*, série II, p. 223-228).

59 — Mémoire sur quelques maladies des algues et des animaux (*Le Botaniste*, série II, p. 231-268).

60 — Sur l'équivalence des faisceaux dans les plantes vasculaires (Reproduction du n° 53) (*Le Botaniste*, série II, p. 269-271).

61 — Les genres *Chlamydomonas* et *Corbierea* (*Le Botaniste*, série II, p. 272-274).

62 — Note sur la délimitation des genres *Chytridium* et *Rhizidium* (*Revue mycologique*, p. 134-135).

63 1892 Rhizopodes et Flagellés (*Le Naturaliste*).

64 — La nutrition animale des Péridiniens (*Le Botaniste*, série III, p. 1-27).

65 — Les noyaux d'une Cyanophycée, le *Merismopedia convoluta* (*Le Botaniste*, série III, p. 28-31).

66 — Note sur un *Cryptomonas marin* (*Le Botaniste*, série III, p. 32).

67 — Les maladies du Pommier et du Poirier (*Le Botaniste*, série III, p. 33-116).

68 1893 Recherches histologiques sur les Urédinées (en collaboration avec Sappin-Trouffy) (*C. R.*, séance du 30 janvier, p. 211-213).

69 — Une pseudo-fécondation chez les Urédinées (en collaboration avec Sappin-Trouffy) (*C. R.*, séance du 6 février, p. 267-269).

70 — Sur la structure histologique des levures et leur développement (*C. R.*, séance du 3 juillet, p. 68-70).

71 1893 La reproduction sexuelle des Ustilaginées (*C. R.*, séance du 9 octobre, p. 496-497).

72 — Urédinées (en collaboration avec Sappin-Trouffy Reproduction des nos 68 et 69) (*Le Botaniste*, série III, p. 119-123).

73 — Recherches sur les plantules des Conifères (*Le Botaniste*, série III, p. 126-204).

74 — Le *Polypsorella Kutzingii* (*Le Botaniste*, série III, p. 209-214).

75 — Les maladies du Pommier et du Poirier. Introduction (*Le Cidre et le Poiré*, p. 46-54).

76 — Les maladies du Pommier et du Poirier. La rouille des feuilles (*Le Cidre et le Poiré*, p. 144-147).

77 — Les maladies du Pommier et du Poirier. Les marbrures des feuilles (*Le Cidre et le Poiré*, p. 223-227).

78 — Les maladies du Pommier et du Poirier. La gale des feuilles (*Le Cidre et le Poiré*, p. 394-397).

79 1894 Recherches sur la structure des Mucorinées, 1re Note (en collaboration avec Maurice Léger) (*C. R.*, séance du 19 février, p. 430-432).

80 — La reproduction sexuelle des Mucorinées, 2me Note (en collaboration avec Maurice Léger) (*C. R.*, séance dn 5 mars, p. 547-549).

81 — La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes (*C. R.*, séance du 7 mai, p. 1065-1066).

82 — Les maladies du Pommier et du Poirier. L'oïdium du Poirier (*Le Cidre et le Poiré*, p. 12-14).

83 — Les Maladies du Pommier et du Poirier. L'erineum des feuilles (*Le Cidre et le Poiré*, p. 177-178).

84 — Les maladies du Pommier et du Poirier. La chlorose des arbres fruitiers (*Le Cidre et le Poiré*, p. 290).

85 — Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons (*Le Botaniste*, série III, p. 221-281).

86 — La structure des levures et leur développement (*Le Botaniste*, série III, p. 282-286).

87 — Observations sur le groupe des Bactéries vertes (*Le Botaniste*, série IV, p. 1-3).

88 — Recherches sur la structure et la reproduction sexuelle des Mucorinées (en collaboration avec Maurice Léger). Reproduction des nos 79 et 80) (*Le Botaniste*, série IV, p. 4-11).

89 — La reproduction sexuelle de l'*Entyloma Glaucii* (*Le Botaniste*, série IV, p. 12-17)

90 — Recherches sur la structure des Lichens (*C. R.*, 23 avril, p. 931-932).

91 — Recherches sur la structure des Lichens (Reproduction du no 90) (*Le Botaniste*, série IV, p. 18-21).

92 — La reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, série IV, p. 21-58).

93 — Note sur une anomalie florale de *Tulipa sylvestris*, (en collaboration avec Bougrier) (*Le Botaniste*, série IV, p. 59-61).

94 1895 La Truffe; recherches sur son développement, sa structure, sa reproduction sexuelle (*Le Botaniste*, série IV, p. 63-87).

95 — La reproduction sexuelle chez les Basidiomycètes (*Le Botaniste*, série IV, p. 88-90).

96 — Notice sur mes publications en botanique (*Le Botaniste*, série IV, p. 91-117).

97 — Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes (*Le Botaniste*, série IV, p. 119-181).

98 — Sur un nouveau cas remarquable de symbiose (*Le Botaniste*. série IV, p. 182-187).

99 — A propos d'un travail du Dr C.-S. Minot sur la distinction des animaux et des végétaux (*Le Botaniste*, série IV, p. 188-189).

100 — Note sur le *Cladosporium* du Pommier (*Le Botaniste*, série IV, p. 190-195).

101 — Réponse à une Note de MM. G. Poirault et Raciborski sur la karyokinèse chez les Urédinées (en collaboration avec Sappin-Trouffy) (*Le Botaniste*, série IV, p. 196-198).

102 — Les maladies du Pommier et du Poirier. L'anthracnose du Pommier (*Le Cidre et le Poiré*, p. 17-18 et 43-46).

103 — Les maladies du Pommier et du Poirier. Le Phoma Mali (*Le Cidre et le Poiré*, p. 130).

104 1896 Les maladies du Pommier et du Poirier. Altérations des rameaux et des tiges (*Le Cidre et le Poiré*, p. 353-357).

105 — Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma (*Le Botaniste*, série IV, p. 199-249).

106 — Considérations sur les phénomènes de la reproduction chez les Phycomycètes (*Le Botaniste*, série IV, p. 249-256).

107 — Contribution à l'étude des Acrasiées (*Le Botaniste*, série V, p. 1-20).

108 — Note sur une nouvelle espèce de Chytridinées (*Le Botaniste*, série V, p. 21-26).

109 — La reproduction sexuelle dans le *Sphærotheca castagnei* (*Le Botaniste*, série V, p. 27-31).

110 — Une maladie du Peuplier dans l'ouest de la France (*Le Botaniste*, série V, p. 38 43).

111 — Les maladies du Pommier et du Poirier. La gélivure (*Le Cidre et le Poiré*, p. 10-12).

112 — Les maladies du Pommier et du Poirier. Le chancre noduleux (*Le Cidre et le Poiré*, p. 48-53).

113 — Les maladies du Pommier et du Poirier. Le chancre papillaire (*Le Cidre et le Poiré*, p. 96-99).

114 1897 Second Mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, série V, p. 245-284).

115 — Observations de Biologie cellulaire (en collaboration avec L. Armand) (*Le Botaniste*, série V, p. 289-313).

116 — Du rôle de l'Histologie dans la classification des spores chez les Champignons (*Le Botaniste*, série V, p. 314-317).

117 1897 Sur la production accidentelle d'une matière colorante rouge dans une culture de *Mucor racemosus* (*Le Botaniste*, série V, p. 318-319).

118 — A propos d'un Mémoire de G. Massée (*Le Botaniste*, série V, p. 320-321).

119 1898 L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante (*Le Botaniste*, série VI, p. 1-63).

120 — Observations de Biologie cellulaire (*Mycorhizes d'Ophrys aranifera*, en collaboration avec Armand) (*Revue mycologique*, p. 13-18).

121 — Sur les Chlamydomonadinées (*C. R.*, séance du 7 novembre, p. 736-738).

122 1899 Mémoire sur les Chlamydomonadinées ou l'*histoire d'une cellule* (*Le Botaniste*, série VI, p. 65-263).

123 — Théorie de la sexualité (*Le Botaniste*, série VI, p. 263-290).

124 1900 L'organisation et le développement du *Colpodella pugnax* (*Le Botaniste*, série VII, p. 5-29).

125 — Structure et communications protoplasmiques dans le *Bactridium flavum* (*Le Botaniste*, série VII, p. 33-45).

126 — Étude de la karyokinèse chez l'*Amœba hyalina* (*Le Botaniste*, série VII, p. 49-82).

127 — Note sur un nouveau parasite des Amibes (*Le Botaniste*, série VII, p. 85-87).

128 — La reproduction sexuelle des Champignons. Étude critique (*Le Botaniste*, série VII, p. 89-130).

129 — Étude de la karyokinèse chez la *Vampyrella vorax* (*Le Botaniste*, série VII, p. 131-158).

130 — Les zoochlorelles du *Paramœcium Bursaria* (*Le Botaniste*, série VII, p. 161-191).

131 — Observations sur le développement du *Pandorina Morum* (*Le Botaniste*, série VII, p. 192-208).

132 — Recherches sur la structure du *Polyphagus Euglenæ* et sa reproduction sexuelle (*Le Botaniste*, série VII, p. 213-257).

133 — Programme d'un essai sur la reproduction sexuelle (*Le Botaniste*, série VII, p. 263-268).

134 1901 Étude comparative de la zoospore et du spermatozoïde (*C. R. Ac. Sc.*, séance du 1er avril, p. 859-861).

135 — Du rôle des noyaux dans la fécondation nucléaire chez les Oomycètes (*Revue mycologique*, p. 53-55).

136 — Étude comparative de la zoospore et du spermatozoïde (*Le Botaniste*, série VII, p. 269-272).

137 — La reproduction sexuelle des Champignons supérieurs comparée à celle de l'*Actinosphærium* (*Le Botaniste*, série VII, p. 272-278).

138 — Note sur la structure du sporange chez le *Cystopus Tragopogoni*. (*Le Botaniste*, série VII, p. 279-281).

139 — Le *Chytridium transversum*, A. Braun (*Le Botaniste*, série VII, p. 281-284).

140 — Le *Rhizophagus populinus* Dangeard (*Le Botaniste*, série VII, p. 285-287).

141 — Bibliographie. Liste des publications reçues à la direction du *Botaniste* depuis sa fondation (*Le Botaniste*, p. 293-350).

142 1901 Étude sur la structure de la cellule et ses fonctions. *Le Polytoma uvella* (*Le Botaniste*, série VIII, p. 1-58).

143 — Nutrition ordinaire, nutrition sexuelle et nutrition holophytique (*Le Botaniste*, série, VIII, 59-94),

144 1902 Recherches sur les Eugléniens *Le Botaniste*, série VIII, p. 97-357).

145 — Le Caryophysème des Eugléniens (*Le Botaniste*, série VIII, p. 358-360).

146 — Sur le Caryophysème des Eugléniens (*C. R. Ac. Sc.*, séance du 9 juin, p. 1365-1366).

147 — La téléomitose chez l'*Amœba Gleichenii* Dujard (*C. R. Ac. Sc.*, séance du 15 décembre, p. 1126-1128).

148 — L'organisation du *Trepomonas agilis* Dujard. *C. R. Ac. Sc.*, séance du 29 décembre, p. 1366-1367).

149 1903 Observations sur la théorie du cloisonnement (*C. R.*, séance du 19 janvier, p. 163-165).

150 — Observations sur le *Monas vulgaris* (*C. R.*, séance du 2 février, p. 319-321).

151 — Un nouveau genre de Chytridiacées: le *Rhabdium acutum* (*C. R.*, séance du 16 février, p. 473-474).

152 — Sur le nouveau genre *Protascus* (*C. R.*, séance du 9 mars, p. 627-628).

153 — Contribution à l'étude des Diplozoaires (*C. R.*, séance du 23 mars, p. 769-771).

154 — La sexualité dans le genre *Monascus* (*C. R.*, séance du 25 mai, p. 1281-1283).

155 — Sur le *Pyronema confluens* (*C. R.*, séance du 2 juin, p. 1335-1336).

156 — Sur le genre *Ascodesmis* (*C. R.*, séance du 5 octobre, p. 528-529).

57 — La téléomitose chez l'*Amœba Gleichenii* (Reproduction du n° 147) (*Le Botaniste*, série IX, p. 11-13).

58 — L'organisation du *Trepomonas agilis* (Reproduction du n° 148) (*Le Botaniste*, série IX, p. 13-15).

59 — Observations sur la théorie du cloisonnement (Reproduction du n° 149) (*Le Botaniste*, série IX, p. 15-18).

60 — Observations sur le *Monas vulgaris* (Reproduction du n° 150) (*Le Botaniste*, série IX, p. 18-21).

61 — Un nouveau genre de Chytridiacées, le *Rhabdium acutum* (Reproduction du n° 151) (*Le Botaniste*, série IX, p. 21-23).

62 — Sur le nouveau genre *Protascus* (Reproduction du n° 152) (*Le Botaniste*, série IX. p. 23-25).

63 — Contribution à l'étude des Diplozoaires (Reproduction du n° 153) (*Le Botaniste*, série IX, p. 25-28).

64 — La sexualité dans le genre *Monascus* (Reproduction du n° 154) (*Le Botaniste*, série IX, p. 28-30).

65 — Sur le *Pyronema confluens* (Reproduction du n° 155) (*Le Botaniste*, série IX, p. 30-33).

66 — Sur le genre *Ascodesmis* (Reproduction du n° 156) (*Le Botaniste*, série IX, p. 33-35).

67 — Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs (*Le Botaniste*, série IX, p. 35-46).

168 1903 A propos d'une lettre du professeur Harper relative aux fusions nucléaires du *Pyronema confluens* (*Le Botaniste*, série IX, p. 46-51).

169 — Un nouveau genre de Chytridiacées, le *Rhabdium acutum* (*Annales mycologici*, p. 62-64).

170 1904 Sur le développement du périthèce des Ascobolées. (*C. R.*, séance du 24 janvier, p. 223-225).

171 — Sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. (*C. R.*, séance du 7 mars, p. 642-643).

172 — Observations sur les Gymnoascées et les Aspergillacées (*C. R.*, séance du 16 mai, p. 1235-1237).

173 — Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes (1re partie) (*Le Botaniste*, série IX, p. 58-303).

174 1905 La sexualité chez les Champignons (conférence faite le 5 août au Congrès de l'Association française pour l'avancement des sciences à Cherbourg) (*Revue scientifique*, 19 et 26 août).

175 1906 La fécondation nucléaire chez les Mucorinées (*C. R. Ac. Sc.*, séance du 12 mars, p. 645-646).

176 1907 L'évolution de la sexualité générale. Son importance dans le cycle du développement des végétaux et des animaux (*La Revue des Idées*, 15 janvier).

177 — Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes (2me et 3me parties) (*Le Botaniste*, série X, p. 1-385).

178 1908 Sur un nouveau genre, parasite des Chrysomonadinées, le *Lecythodytes paradoxus* (*C. R. Ac. Sc.*, séance du 1er juin 1908, p. 1159-1160).

179 — Note sur un cas de mérotomie accidentelle produit par une Navicule (*Bull, Soc. bot. de Fr.*, p. 641-643).

180 1909 Note sur une zoocécidie rencontrée chez un Ascomycète : l'*Ascobolus furfuraceus*. (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, p. 54-56).

181 — Sur les phénomènes de fécondation chez les *Zygnema* (*C. R.*, séance du 24 mai, p. 1406-1407.

182 — Note sur la structure d'une Bactériacée, le *Chromatium Okenii* (*Bull. Soc bot. de Fr.*, p. 291-295).

183 1909 Note sur deux Bactériacées vertes (*Bull. Soc. bot de Fr.*, p. 322-327).

184 — Note sur les propriétés photographiques du *Chlorella vulgaris*. (*Bull. Soc bot. de Fr.*, p. 368-370).

185 — Le genre *Chlorella* et la fonction chlorophyllienne (*Bull. Soc. bot. de Fr.* p. 503-508.)

186 — Sur les propriétés photographiques du *Chlorella vulgaris* (*C. R. Ac. Sc.*, séance du 8 novembre, p. 797-799).

187 1910 Les spectrogrammes en physiologie végétale (*Bull. Soc. bot. de Fr.* p. 91-93).

188 — Note sur un nouvel appareil de démonstration en Physiologie végétale (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 116-121).

189 — Phototactisme, assimilation, phénomènes de croissance (*Bull. Soc. bot. de Fr.* p. 315-319).

90 1910 Note sur un cas d'autochromatisme nucléaire chez une Algue (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 453-455).

91 — Sur deux organismes inférieurs rencontrés au Laboratoire de Roscoff (*C. R.*, séance du 31 octobre, p. 765-767).

92 — Sur une Algue marine du Laboratoire de Concarneau (*C. R.*, séance du 28 novembre, p. 991-993).

93 — L'action de la lumière sur le chlorophylle (*C. R.*, séance du 27 décembre, p. 1386-1388).

94 — Études sur le développement et la structure des organismes inférieurs (*Le Botaniste*, série XI, p. 1-311).

95 1911 Un nouveau genre de Chytridiacées (*Bull. Soc. myc. de Fr.*, p. 200-213).

96 — Sur la détermination des rayons actifs dans la synthèse chlorophyllienne. (*C. R.*, séance du 30 janvier, p. 277-279).

97 — La décoloration de la xanthophylle (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 158-160).

98 — Sur les conditions de l'assimilation chlorophyllienne, chez les Cyanophycées (*C. R.*, séance du 3 avril, p. 967-969).

99 — Sur la conjugaison des Infusoires ciliés (*C. R.*, séance du 10 avril, p. 1032-1035).

00 — Un nouveau genre d'Algues. (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 309-311).

01 — Le spectrogramme de croissance d'une Diatomée (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 373-376).

02 — Sur la fécondation des Infusoires ciliés (*C. R.*, séance du 12 juin, p. 1703-1705).

03 — Le pyrénoïde chez les Cryptomonadinées. (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, p. 449-452).

04 — Sur l'adaptation chromatique complémentaire chez les végétaux (*C. R.*, séance du 24 juillet, p. 293-294).

05 — Sur les Sulfuraires (*C. R.*, séance du 13 novembre, p. 963-964).

TABLE DES MATIÈRES.

NOTICE

SUR LES

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

M. P.-A. DANGEARD,

CHARGÉ DE COURS A LA SORBONNE,
ANCIEN PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE POITIERS.

AVANT-PROPOS.

Ma carrière scientifique commence avec ma nomination de Préparateur de tanique à la Faculté des Sciences de Caen, en 1883.

Le milieu dans lequel j'allais me trouver est, d'ailleurs, très propice à la fortion des jeunes naturalistes.

Il existe à Caen une Société prospère dont le *Bulletin* et les Mémoires sont nnus depuis longtemps du monde scientifique : la bibliothèque, assez riche, nplète heureusement celle de l'Université. Dans cette Société, on conserve usement le souvenir des savants disparus et leur nom, celui des Deslongımps, des Lenormand, des Chauvin, des de Brébisson, s'offre en exemple jeunes désireux à leur tour de servir la science et de découvrir quelques- des secrets qu'elle renferme.

Le pays offre aussi de nombreuses ressources pour l'étude des sciences natu-es ; les botanistes, en particulier, trouvent dans la région une diversité de tions des mieux caractérisées ; à la végétation vigoureuse, exubérante de la ine de Caen succède brusquement la flore ridée et desséchée du bord de la

plaine de Caen succède brusquement la flore ridée et desséchée du bord de la mer; aux marais de Chicheboville et de Moult-Argences, si riches en plantes aquatiques, en algues, en Infusoires, en Protozoaires de toutes sortes, on peut opposer les terrains primaires des environs de May qui, avec leurs nombreux ruisselets, fournissent une ample provision de Mousses et d'Hépatiques.

Mon maître, le doyen Morière, était un botaniste herborisant, un disciple de Brébisson. Il eût aimé à constater chez moi plus d'ardeur pour les études de Systématique qui lui étaient familières. A la vérité, je m'appliquais de mon mieux à profiter des excursions et des herborisations : mais si je connaissais assez bien ma flore normande, je n'arrivais pas à m'intéresser aux espèces litigieuses. Il me semblait alors que tout avait été dit dans le domaine de la classification des Phanérogames et que l'unique ambition d'un botaniste systématicien devait se borner désormais à connaître et à savoir distinguer le plus grand nombre possible d'espèces et de variétés. Ces impressions premières se sont bien modifiées depuis ; mais elles ont eu une grande influence sur les directions de mes recherches.

Et lorsque chaque jour, je consacrais plusieurs heures à la confection des fiches du catalogue de l'herbier Lenormand, je songeais involontairement à un autre domaine de la Botanique où tout est vie, mouvement, transformation, évolution.

Aussi, de très bonne heure, j'avais pris l'habitude de rapporter de mes excursions, en plus des plantes phanérogames, destinées aux herbiers, tout un lot de flacons dont le contenu était ensuite examiné avec soin et réparti dans autant de cuves de culture.

C'est en surveillant ces cultures qu'un jour je rencontrai, sur des Oscillaires, un grand nombre d'ampoules incolores qui donnaient naissance à des corpuscules mobiles; les conditions dans lesquelles ces zoospores se formaient pouvaient faire croire qu'elles appartenaient à l'algue elle-même. J'eus un instant l'espoir d'une découverte importante, et ceux qui savent combien est longue la liste des naturalistes qui ont été trompés par des faits de parasitisme ne s'en étonneront pas. Ma joie fut, d'ailleurs, de courte durée : je communiquai mon observation au Dr Bornet, auquel mon maître, le doyen Morière, avait bien voulu me recommander d'une façon particulière.

Le Dr Bornet, avec sa vaste érudition, n'eut pas de peine à me détromper; mais, en même temps, avec sa grande bienveillance, il m'encouragea à poursuivre l'étude de ce parasite des Oscillaires que je venais de rencontrer et qui appartenait à un groupe d'êtres alors fort peu connus, les Chytridinées.

la voie était trouvée ; j'allais rencontrer à chaque pas, des sujets d'étude s ce domaine des infiniment petits, si vaste et encore si peu exploré.

lais, ce qui, pour moi, avait un prix inestimable, c'est que je pouvais comp-, désormais, sur l'appui éclairé et sur les conseils d'un botaniste éminent posant d'une légitime influence, influence qu'il devait autant à l'élévation de caractère qu'à ses belles découvertes.

CHAPITRE I.

ÉTUDE SUR LES ORGANISMES INFÉRIEURS PROTOZOAIRES ET PROTOPHYTES : DISTINCTION DES ANIMAUX ET DES VÉGÉTAUX.

Le problème de la distinction des animaux et des végétaux ne pouvait se poser sérieusement que le jour où l'on a disposé d'instruments assez puissants pour explorer le domaine des infiniment petits : il ne pouvait recevoir un commencement de solution que par l'étude approfondie du développement de ces êtres.

Ehrenberg, Dujardin, Stein nous ont révélé, dans leurs magnifiques travaux, l'existence d'un monde nouveau insoupçonné des anciens : mais la classification s'y montre hésitante. La raison en est simple : ces savants n'ont pu entrevoir souvent qu'un moment dans la vie de ces êtres ; ils ont pris et fixé une ou deux poses, alors que l'idéal est une série d'instantanés s'étendant sans discontinuer à toute la vie de l'être, dans sa structure et dans ses fonctions.

Dès le début de mes recherches, j'avais été frappé de voir que certains êtres, comme les Vampyrelles et les Monadinées, rangés par Van Tieghem et divers savants, parmi les végétaux, absorbent des aliments solides à l'intérieur de leur protoplasma, les y digèrent et expulsent ensuite les résidus au dehors.

A côté, je rencontrais d'autres organismes ayant un développement analogue à celui des précédents, alors que le mode de nutrition était totalement différent : ceux-ci n'absorbent comme aliments que des liquides ou des gaz qui pénètrent par osmose au travers de la membrane. De ce nombre sont les Chytridiacées, qui étaient alors considérées par plusieurs naturalistes comme des animaux.

Il me sembla qu'il était impossible de continuer ainsi à ranger parmi les végétaux des êtres qui possèdent une nutrition animale, avec des vacuoles digestives, représentant de véritables « petits estomacs » dans leur protoplasma.

Il me parut tout aussi peu fondé de considérer comme animaux, des organismes à nutrition végétale qui se reliaient insensiblement à des champignons inférieurs possédant des rhizoïdes.

Et c'est alors que je formulai, dans ma Thèse, cette conclusion générale qui souleva alors tant de critiques : *Le règne animal et le règne végétal convergent vers une forme simple, plasmatique : les différents groupes inférieurs s'y rattachent par des modifications insensibles ; à chaque règne, cependant, correspond une différence fondamentale dans le mode de nutrition.*

Cette conclusion heurtait de front les idées de l'époque : certains naturalistes cherchaient à établir une distinction entre les deux règnes, en s'appuyant sur des caractères insignifiants comme la présence ou l'absence d'une vésicule contractile, l'existence de stries sur la membrane, la durée du mouvement etc., d'autres, découragés par la difficulté du classement, trouvaient qu'il était inutile de faire, dans le domaine des infiniment petits, une séparation en végétaux et en animaux ; ils acceptaient l'existence d'un règne intermédiaire des « animaux-plantes », les Phytozoïdia de Perty, les Protistes d'Haeckel. Mais cette dernière manière de voir qui renfermait, semblait-il, une solution élégante de la question, la compliquait au contraire singulièrement, car en adoptant le règne des Protistes, il fallait le délimiter par en haut et le séparer de ses deux voisins, le règne animal et le règne végétal : à quel moment, dans la série ascendante, les organismes cessaient-ils être des Prostites et devaient-ils être considérés comme des animaux ou comme des plantes ?

Je ne puis résister au plaisir de citer un article paru sans signature dans le *Journal de Botanique* en 1887, à la suite de ma soutenance de thèse ; on y saisit sur le vif la nature des objections qui me furent posées par l'un de mes examinateurs, le professeur Van Tieghem ; celui-ci, comme beaucoup d'autres savants, considérait la distinction des organismes inférieurs en végétaux et en animaux comme une question insoluble.

Depuis que les récents perfectionnements des instruments grossissants ont permis de scruter jusque dans ses moindres détails l'organisation des êtres, l'étude des infiniment petits a tenté plus d'un naturaliste. La difficulté de ces recherches ne réside pas seulement dans l'extrême petitesse des objets étudiés, mais encore et surtout dans la recherche des objets eux-mêmes. Trouver une Vampyrelle ou un *Chytridium* n'est pas en effet chose aussi facile que de récolter un pied de Potentille ou de *Lotus*. Aussi est-il très rare de voir un commençant débuter dans la carrière scientifique par un travail sur les organismes inférieurs. On doit donc féliciter M. Dangeard d'avoir mené à bonne fin les recherches qui lui ont valu le grade de Docteur ès-sciences naturelles.

« Parmi les êtres étudiés dans ce travail (qui confine à la fois à la Botanique et à la Zoologie, mais que la Faculté a accepté comme thèse de Botanique), les uns, tels que les Vampyrelles sont rangés parmi les animaux, les autres, tels que les *Ancylistes*, sont des végétaux. Le problème de la distinction entre les deux règnes s'est donc posé naturellement à l'esprit de l'auteur. On sait combien ce problème est difficile, et com-

ment tous les naturalistes qui ont cherché à le résoudre ont échoué. Ces précédents n'ont pas effrayé M. Dangeard qui, dans la première page de son travail, nous annonce qu'il a trouvé un critérium pour distinguer un animal d'un végétal. Si l'être dont la place est douteuse, dit-il, introduit les aliments tels quels à l'intérieur de son protoplasma et les y digère, c'est un protozoaire ; au contraire, la digestion se fait-elle par tout ou partie de la surface, les résidus de la digestion sont-ils extérieurs, c'est un végétal.

» Ce critérium étant tiré de la nutrition et tous les êtres se nourissant, on ne sera plus embarassé, il n'y aura plus de formes flottantes. Malheureusement le jury n'a pas été de cet avis, et l'un des examinateurs a fait à ce sujet quelques observations qui ont convaincu tout le monde, excepté peut-être M. Dangeard. Il est intéressant de reproduire, dans ce qu'elles ont d'essentiel, ces critiques faites par un juge compétent.

» D'abord, pourquoi chercher une limite entre le règne animal et le règne végétal ? Si quelque chose doit nous étonner ce n'est pas qu'il y ait encore des êtres qu'on ne sait dans quel règne placer, mais plutôt que les critériums indiqués par les naturalistes puissent autant restreindre le nombre de ces formes indécises. Le concept animal et le concept plante sont des concepts de l'esprit humain, subjectifs et non objectifs, applicables à la majorité des cas mais non à tous. La nature n'est pas tenue à se conformer à nos classifications; pour elle, il n'y a que des êtres vivants, revêtant les formes les plus variées et jouissant des propriétés les plus diverses. Dans le problème qui nous occupe, comme dans beaucoup d'autres en Histoire naturelle, les progrès de la Science ne font que montrer les difficultés et reculer la solution.

» Revenons au critérium de M. Dangeard pour en faire quelques applications. Lorsqu'un haricot germe, il digère l'amidon renfermé dans l'intérieur même du protoplasma de ses cotylédons. Donc le haricot est un animal.

» Comment, d'autre part, se fait la digestion chez l'homme ? Les aliments sont digérés dans l'estomac et les intestins. Or, tout le monde sait que la surface du tube digestif est en continuité parfaite avec ce qu'on appelle vulgairement la *surface du corps*. Les aliments qui traversent le tube digestif ne cessent donc pas un seul instant d'être extérieurs au corps de l'homme, et par conséquent l'homme est une plante.

» A coup sûr, M. Dangeard n'a pas dû être peu étonné d'entendre un de ses juges tirer de pareilles conclusions de son travail. Mais aussi pourquoi s'attaquer à un problème insoluble ? La thèse de M. Dangeard est remplie de faits intéressants et d'observations originales qui dénotent une aptitude réelle aux recherches. Que ne s'en est-il tenu là ? Les sciences d'observation ne sont pas comme les Mathématiques où tout peut se définir d'une façon absolue. En Histoire naturelle, comme l'a dit Claude Bernard, il n'y a pas de définitions » [1].

En m'opposant une affirmation, d'ailleurs discutable, d'un illustre physiologiste, on oubliait, que si l'histoire naturelle, à la rigueur, ne comporte pas de définitions, elle exige tout au moins des classifications.

---

[1] *Journal de Botanique*, 1897, p. 45.

La meilleure classification serait, de l'aveu de tous, celle qui reproduirait plus exactement la phylogénie des genres et des espèces : de ce qu'il est possible d'y arriver à cause des lacunes qui existent et des chainons qui nous anquent, il ne s'ensuit pas qu'il faille renoncer à en approcher de plus en us. Dans ces efforts vers le perfectionnement de la Systématique, on fait tervenir dans la constitution des groupes et des embranchements un ou plueurs caractères prédominants ; ce sont ceux qui ont laissé la plus forte npreinte sur l'évolution de ces groupes ou de ces embranchements : ces caracres, d'ordinaire, s'étendent à toutes les espèces : leur application dans la stinction qu'on cherche à établir ne laisse prise à l'incertitude que pour les uelques rares types de transition ; c'est ainsi qu'on fera appel dans la classifition à la présence ou à l'absence de vertèbres, à la symétrie radiaire ou à la métrie bilatérale, à l'existence de nageoires s'il s'agit des Poissons, de memes antérieurs transformés en ailes pour les Oiseaux ; personne ne contestera valeur de l'aile des Oiseaux en Systématique, sous le prétexte que les Chauvesuris en possèdent également.

Or, le caractère du mode de nutrition auquel je me suis adressé pour disnguer parmi les organismes inférieurs les animaux des végétaux ne donne ême pas prise à une critique de ce genre.

La nutrition animale à l'aide de vacuoles digestives ou de petits estomacs tués dans le protoplasma, non seulement existe chez les Protozoaires, mais ous la retrouvons chez les animaux supérieurs.

Les aliments qui traversent le tube digestif, disaient nos adversaires, ne ssent pas un seul instant d'être extérieurs au corps de l'homme, donc, suivant caractère invoqué par Dangeard, l'homme est une plante.

A cette objection, ceux, peu nombreux, qui partagaient mes idées, se contenient de faire remarquer que le passage des Protozoaires aux Métazoaires a ntraîné dans le fonctionnement de l'appareil digestif des modifications dont il a lieu de tenir compte.

Cette explication n'avait pas le don de me satisfaire : il me semblait que la opriété pour la cellule animale de pouvoir ingérer des aliments solides ne evait pas avoir ainsi brusquement disparu lors de l'apparition des Métaaires : j'avais l'espoir qu'on découvrirait, tapissant le tube digestif, des llules se nourrissant à la façon des Amibes ou des Vampyrelles.

Les belles découvertes de Metschnikoff commencées vers 1883 ont montré ue le caractère du mode de nutrition animale, que j'avais formulé dans ma èse, se retrouve chez les Métazoaires et chez l'Homme.

La phagocytose, avec ses admirables applications, est précisément la

propriété ancestrale conservée par les leucocytes d'englober, tout comme les Amibes, des particules solides et en particulier des Bactéries; ces Bactéries sont digérées à l'intérieur du protoplasma de ces cellules, et y donnent lieu à des résidus qui sont ensuite expulsés.

La nutrition végétale est également d'existence générale à tous les degrés du règne végétal : les rhizoïdes d'une Muscinée, les poils absorbants d'une racine ne se comportent pas autrement, pour l'absorption des liquides et des gaz, que la surface d'un *Synchytrium*, d'une Chytridiacée quelconque ou d'une algue inférieure.

Il est donc incontestable que j'étais dans le vrai, en utilisant le mode de nutrition pour essayer de jeter un peu de lumière dans la classification des organismes inférieurs.

Je devais me préoccuper tout d'abord, en m'appuyant sur les idées d'évolution, de chercher à savoir si les deux règnes avaient une origine séparée ou s'ils provenaient, au contraire, d'une source commune; dans le premier cas, on aurait pu parler de distinction absolue; dans le second, il ne pouvait être question que d'une distinction relative.

Les études de développement et les observations histologiques sur la structure de la cellule ont prouvé l'existence d'une unité biologique unique ayant mêmes propriétés générales dans les deux règnes. En réalité, il n'existe qu'un seul règne, le règne cellulaire, se subdivisant lui-même en deux sous-règnes, le règne animal et le règne végétal.

Les nombreux caractères communs que nous trouvons dans la cellule semblent indiquer un germe unique primitif ou plusieurs germes semblables, ce qui revient au même : il paraît inadmissible qu'il y ait eu à l'origine de la vie plusieurs types différents. En effet, par les études de développement, on arrive à relier étroitement les divers groupes entre eux; par les études histologiques, on réussit à établir que les différents modes de division nucléaire se rattachent les uns aux autres depuis les types les plus primitifs rencontrés chez certains Amœbiens jusqu'à la téléomitose des Métazoaires et des plantes supérieures. Ces études de l'élément nucléaire ont été faites chez un très grand nombre de Protozoaires et de Protophytes, et l'un des premiers, j'ai démontré que le noyau de certaines Amibes se divise en présentant des phénomènes identiques à la mitose des organismes supérieurs plantes et animaux.

Tous ces faits, envisagés dans leur ensemble, conduisent à attribuer à tous les êtres vivants une origine commune.

La distinction des animaux et des végétaux se trouve ainsi réduite à un essai de classification ordinaire.

Dans la formation de ce qu'on appelle avec raison *groupements naturels*, l existe en général, on l'a vu, un caractère prédominant, dont l'apparition au ours de l'évolution a entraîné l'acquisition de caractères secondaires qui lonnent par leur ensemble une physionomie spéciale à chaque groupement.

Si l'on recherche quel est le caractère qui a influé sur le développement de a série animale et de la série végétale et a imprimé à chacun des êtres qui omposent ces deux sous-règnes une structure spéciale, il est difficile de ne as reconnaitre immédiatement l'influence du *mode de nutrition*; l'organisation st en relation directe soit avec la nutrition animale, soit avec la nutrition égétale (¹).

La nutrition est donc le caractère dominant qui a présidé, pour ainsi dire, l'évolution des deux séries parallèles; les autres différences que nous constatons sont secondaires; elles ne sont, pour la plupart, qu'une conséquence lirecte de la différenciation dans le mode d'ingestion des aliments et leur tilisation.

Il devient facile ensuite, lorsqu'on est familiarisé avec la connaissance des rganismes inférieurs, de voir que la série végétale se greffe sur la série animale n divers endroits; il existe plusieurs points de contact et non un seul.

Certains auteurs ont pensé que l'apparition des végétaux avait dû précéder elle des animaux; la nutrition végétale leur paraît plus compatible que la utrition animale avec les conditions primitives de l'existence des premiers tres vivants, alors que le milieu ne renfermait pas encore de substances organiques.

Actuellement, les organismes inférieurs ou bien se dévorent entre eux, ou ien utilisent les substances organiques qu'ils rencontrent : d'autres ont acquis a propriété de pouvoir fixer, à l'aide d'un pigment assimilateur, le carbone de 'anhydride carbonique.

Les Nitrobactéries constituent une remarquable exception; bien que ossédant un protoplasma incolore, elles peuvent vivre et se multiplier abondamment dans un milieu exclusivement minéral : le carbonate de calcium, en articulier, fournit le carbone nécessaire à la Bactérie.

Ces Nitrobactéries, qui sont des végétaux, présentent donc, du fait de cette utrition, un caractère ancestral incontestable; mais, d'autre part, elles ossèdent, ainsi que les représentants de la même famille, une membrane, des

(¹) P.-A. DANGEARD, *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (*Le Botaniste*, ᵉ série).

flagellums, organes qui représentent un degré d'évolution supérieur à celui des Amœbiens, à protoplasma nu et à nutrition animale.

Lorsqu'on cherche par exemple l'origine des flagellums on voit qu'ils proviennent d'une modification et d'une transformation des pseudopodes qui se sont étirés et ont pris une forme filamenteuse ; certains êtres comme les *Ciliophrys* dont j'ai décrit une espèce remarquable sous le nom de *C. marina* présentent encore ces transformations : et l'on assiste, sous le microscope à la production de flagellums aux dépens de pseudopodes.

Les Flagellés tirent donc leur origine des Amœbiens et les Nitrobactéries également : celles-ci avec les Bactéries ordinaires constituent un rameau détaché dans la direction végétale.

En établissant la phylogénie des groupes, on est ainsi amené par la considération du développement et l'ordre d'apparition des organes à supposer que des êtres ressemblant aux Amœbiens ont précédé les Nitrobactéries. Ces prototypes auraient possédé, ou possèdent peut-être encore la propriété d'utiliser pour leur nutrition, comme les Nitrobactéries, les particules d'un milieu purement minéral.

Avec ce point de départ pris au niveau des organismes formés comme l'Amibe d'une simple gouttelette de protoplasma, on peut suivre la phylogénie des organismes inférieurs soit du côté de la série animale, soit du côté de la série végétale : c'est ce que je me suis efforcé de faire en de nombreuses publications ; le mode de nutrition, me servait de guide pour distinguer parmi les organismes inférieurs ceux qui s'orientent dans une direction ou dans l'autre : une étude suivie du développement et de la structure me permettait ensuite d'établir les affinités et les relations de parenté des familles entre elles.

On pourra se faire une idée approximative du travail accompli dans le domaine des infiniment petits en consultant les analyses qui vont suivre,

Recherches sur les organismes inférieurs.

Thèse de Doctorat ; 1886.

Le Mémoire est divisé en deux Parties : la première comprend les organismes inférieurs qui font partie du règne animal ; la seconde est réservée aux organismes inférieurs de nature végétale. La distinction est basée sur le mode de nutrition et elle se complète par une étude portant à la fois sur l'organisation et le développement.

Dans la première Partie, un Chapitre est consacré aux Vampyrelles : ces êtres sont de découverte récente. Cienkowski en a décrit trois espèces : les recherches

æckel et de Klein en ont porté le nombre à sept; j'ai moi-même fait connaître quelues espèces nouvelles.

La nutrition s'effectue de deux manières différentes. Tantôt les Vampyrelles englobent ur proie et la digèrent ainsi. Cette proie est une Euglène (*V. Euglenæ*), une Diatomée *'. vorax*), une petite Algue, *Tetraspora* (*V. Kleinii*).

Tantôt les Vampyrelles percent la paroi de la cellule nourricière et attirent à leur inrieur protoplasma, grains d'amidon, corpuscules chlorophylliens (*V. pendula*, *V. ineris*, *V. pedata*, etc).

Ce mode de nutrition se rencontre exclusivement dans le règne animal.

Les résidus de la digestion bleuissent par l'iode; ils proviennent en grande partie une digestion incomplète des grains d'amidon.

Les Vampyrellesse divisent assez fréquemment pendant leur période d'activité.

La conjugaison est plus rare; elle ne se produit pas chaque fois que deux individus rencontrent.

Un nombre variable de Vampyrelles peuvent aussi se réunir et former des plasmodes.

Les sporanges correspondent ordinairement à la fin de la nutrition; ils se forment rfois sans qu'il y ait eu nutrition préalable (*V. pendula*, *V. vorax*). Leur paroi est rmée de cellulose. Ils renferment un protoplasma rougeâtre qui se divise le plus uvent en 2-4 zoospores. Ces zoospores sont de nouvelles Vampyrelles qui sortent en ême temps par différents points du sporange ou l'une après l'autre par la même ouerture.

Les kystes sont destinés à permettre aux Vampyrelles de résister aux conditions devorables. Le protoplasma s'entoure de deux ou trois membranes formées de cellulose dans l'intervalle de ces membranes se trouvent les résidus amylacés de la digestion. près un temps de repos qui peut atteindre neuf à dix mois, le contenu du kyste donne issance, comme le sporange, à de nouveaux individus (*V. vorax*).

Cette première Partie comprend également la description de plusieurs genres aprtenant les uns aux Rhizopodes et les autres aux Monadinées zoosporées, ces genres, particulier les *Nuclearia*, les *Heterophrys*, les *Pseudospora*, n'ont été rencontrés squ'ici que par un très petit nombre d'observateurs.

La seconde Partie du Mémoire, réservée aux organismes inférieurs de nature végéle, comprend: la famille des Chytridinées et celle des Ancylistées.

Parmi les espèces décrites, plusieurs sont nouvelles: ces espèces appariennent aux enres *Sphaerita*, *Chytridium*, *Rhizidium*, *Olpidium*, *Polyphagus*, *Catenaria*, *Ancystes*.

Le genre *Sphaerita* présentait un intérêt tout spécial; le grand protistologue Stein ait en effet attribué aux Flagellés un mode de reproduction par germes endogènes; s germes intracellulaires auraient donné naissance à des zoospores très petites desnées à reproduire et à disséminer l'espèce.

Stein s'était mépris sur la nature des germes endogènes: ceux-ci appartiennent à un rasite et j'en donnai alors les preuves suivantes:

1° Le développement de ces formations, qui est tout-à-fait caractéristique d'une Chyidinée;

2° Le nombre variable de ces germes endogènes, leur état de développement diffé-

rent dans le même Rhizopode, et surtout leur complète indépendance à l'égard noyau;

3° La difficulté qu'on éprouve à les colorer;

4° La forme des zoospores, leurs mouvements saccadés;

5° L'ingestion de ces zoospores par les Rhizopodes; la tendance qu'ils montrent se fixer sur les Euglènes;

6° La ressemblance complète de ces germes endogènes dans deux groupes aussi différents que les Rhizopodes et les Flagellés.

Mes conclusions ont été reconnues exactes et, depuis plusieurs années, le nouveau genre *Sphærita*, dans lequel j'avais placé ces parasites, fait l'objet des recherches plusieurs savants français et étrangers.

Recherches sur les Cryptomonadinæ et les Euglenæ.

Le Botaniste, Ire série, p. 1-38, avec planche.

Dans ce Mémoire, l'auteur étudie un certain nombre d'espèces et de genres appartenant à ces deux familles; il montre que si l'on a jusqu'ici placé ces êtres parmi animaux, c'est parce que leur organisation et leur développement étaient imparfaitement connus.

Kunstler, en particulier, avait décrit, avec force détails dans le *Cryptomonas ovata* un estomac, un intestin, une chambre incubatrice, des embryons; ces faits, s'ils avai- été reconnus exacts, auraient eu une grande importance.

L'auteur montre que cette description est à la fois le résultat d'une erreur de description et d'un excès d'imagination: les *Cryptomonas* sont des organismes cellulaires dont la structure et le développement ressemblent à ce qu'on rencontre chez les algues inférieures ordinaires: la membrane des kystes en particulier est de nature cellulosique les germes considérés comme des embryons, ne sont autre chose que des zoospores appartenant à un parasite, le *Sphærita endogena*.

En ce qui concerne la famille des *Euglenæ*, Dangeard s'attache surtout à l'étude des genres *Phacus* et *Trachelomonas* dont il a réussi à cultiver plusieurs espèces; examen lui permet d'établir les caractères généraux des Eugléniens et de les comparer à ceux des Cryptomonadiens; de cet examen et de la discussion engagée, il en résulte cette conclusion, hardie pour l'époque, qu'il est nécessaire de retirer ces êtres du groupe des Protozaires, pour en faire des familles d'algues situées à la base du règne végétal.

Cette manière de voir a été adoptée dans les Traités de Botanique les plus récents.

Mémoire sur les Chytridinées.

Le Botaniste, Ire série, p. 39-74, avec 2 planches.

La famille des Chytridinées occupe la base du groupe des Champignons; les êtres la composent se rapprochent des Protozoaires par un grand nombre de caractères

est surtout avec les *Monadinæ zoosporeæ* que la ressemblance est la plus frappante. rsqu'on étudie en effet les genres qui, comme les *Micromyces*, les *Sphærita*, etc., vent à l'intérieur des cellules et ne possèdent aucun filament mycélien, il ne reste us, pour déterminer leur nature végétale, que l'examen du mode de nutrition : dans s Monadinées comme dans les Chrytridinées, il y a formation de sporanges ; ces sponges donnent naissance à des zoospores qui possèdent un ou deux cils, ont une phase ctivité assez longue, pénètrent à l'intérieur des cellules nourricières, et s'y reproisent; dans les deux familles, on observe en outre une production de kystes ou celes de repos qui, après un temps plus ou moins long, germent en donnant de nouvelles ospores. Aussi, M. Sorokin a-t-il été conduit ([1]) à considérer les Monadiens comme e sous-famille des Chytridiacées; ce rapprochement n'est cependant point justifié ; ndis que dans les Chytridinées, aucune parcelle alimentaire solide ne pénètre dans protoplasma, que la nutrition a lieu uniquement par une digestion superficielle très tive, chez les Monadiens, les aliments sont englobés, digérés dans le protoplasma qui débarrasse ensuite des résidus avant de former ses zoospores.

Les opinions qu'on peut mettre en avant au sujet des affinités des Chytridinées t été bien exposées par de Bary ([2]) : 1° toutes les espèces ont eu une même origine, d'autres termes, sont placées sur la même ligne; dans ce cas, les espèces à mylium dériveraient directement des Mucorinées ou des Ancylistées; elles auraient nné naissance, par des dégradations successives, dues au parasitisme aquatique, aux rmes non pourvues de rhizoïdes; 2° ces dernières espèces, Olpidiées, Synchytriées, proviendraient point d'autres Champignons; elles seraient intimement alliées aux gues inférieures, *Characium*, *Chlorochytrium*, etc.

J'ai compris d'une autre manière les affinités de cette famille; il ne saurait être estion d'un rapprochement direct avec les algues inférieures; les Algues, ainsi que Champignons, se rattachent aux Monadinées; le mode de nutrition a été le point départ de la différenciation végétale ; mais les deux groupes vont en divergeant dès début et ne s'envoient entre eux aucune anastomose.

La division qui est adoptée dans ce Mémoire est applicable à la famille tout entière : peut, en effet, distinguer dans les Chytridinées deux grands groupes : l'un comprent tous les genres dépourvus de mycélium ; ces genres sont par suite nécessairement rasites à l'intérieur des cellules de l'hôte; ce premier groupe se divise lui-même en ux sections, selon que le sporange est simple ou composé; le second groupe renferme us les genres qui possèdent des filaments nourriciers, fûssent-ils rudimentaires ; les oranges, ainsi que le mycélium peuvent alors affecter diverses dispositions par raprt à l'hôte ; quelquefois le sporange seul est extérieur; parfois il n'y a que les extrétés du mycélium qui pénètrent dans la cellule hospitalière ; enfin, il peut arriver que spèce soit complètement endogène. Il n'y a rien là qui puisse servir à distinguer les ers genres, la même espèce présentant à ce point de vue des variations consirables.

---

[1]) N. Sorokin, *Aperçu systématique des Chytridiacées recueillies en Europe et dans l'Asie cenle* (*Arch. Bot. du nord de la France*, 1882).

[2]) De Bary, *Morphologie und Biologie der Pilze*, p. 182-183.

I. Dans le premier groupe, on trouve un complément important à la description du *Sphærita endogena* avec la description de l'*Olpidium Sphæritæ* : cette dernière espèce constitue le premier exemple connu d'une Chytridinée parasite sur un représentant de la même famille.

Le nouveau genre *Micromyces* est créé pour des sphères de protoplasma vivant en parasite à l'intérieur des cellules de *Zygogonium* : le sporange est composé et il se divise en plusieurs cellules qui donnent chacune une centaine de zoospores monociliées; leur grosseur est de 1μ environ.

II. Dans le second groupe, huit espèces appartenant aux genres *Chytridium* et *Rhizidium* sont décrites dans leur structure et dans leur développement ; sur ce nombre six espèces sont nouvelles.

Suivent quelques indications relatives à la biologie des Chytridinées et aux méthodes de culture employées.

Mémoire sur les Algues.

Le Botaniste, 1re série, p. 127-174, avec 2 planches.

Ce Mémoire comprend deux Parties.

La première Partie contient une introduction à l'étude des algues ; on y trouve signalé à tort pour la première fois la présence d'une algue verte parasite chez un Flagellé.

La seconde Partie, de beaucoup la plus importante, traite successivement des familles suivantes :

I. *Polyblepharideæ.*
II. *Chlamydomonadineæ.*
III. *Volvocineæ.*
IV. *Tetrasporeæ.*
V. *Pleurococcaceæ.*
VI. *Hydrocytieæ.*

Dans cette seconde Partie, l'auteur étudie successivement plusieurs familles d'Algues inférieures, en commençant par celles qui ont avec les Flagellés les affinités les plus étroites. Les représentants de ces familles possèdent de la chlorophylle, ils n'absorbent jamais d'aliments solides ; le développement a lieu suivant deux modes qui sont reliés entre eux par de nombreux intermédiaires, mais qu'il est nécessaire cependant de distinguer : 1° La reproduction se fait par bipartitions successives du protoplasma dans une cellule-mère ou *sporange* ; il en résulte un nombre plus ou moins grand de zoospores ; 2° la reproduction se fait par division longitudinale libre ; ces deux modes se retrouvent chez les Flagellés, comme on doit s'y attendre, d'après les liens de parenté qui existent entre tous ces organismes inférieurs.

I. La famille des *Polyblepharideæ* est une famille nouvelle d'algues inférieures qui t maintenant adoptée par tous les algologues : elle se composait alors des trois genres *olyblepharides*, *Pyramimonas* et *Chloraster*.

II. Un genre nouveau le *Corbierea vulgaris* est décrit : la reproduction sexuelle se t au moyen de gamètes qui se fusionnent deux à deux et ce même mode de reproction existe également dans le *Phacotus angulosus* où il est signalé pour la première is.

Chez l'*Eudorina* la formation préalable d'un disque n'est pas nécessaire à la producn d'anthérozoïdes ; des cellules vertes, globuleuses, semblables d'aspect aux cellules gétatives et aux oosphères peuvent donner naissance *directement* aux anthérozoïdes. reproduction sexuelle des Volvox se faisant d'une manière identique à celle des *udorina*, on est en droit de conclure : La reproduction sexuelle des *Eudorina* et des *olvox* est une modification sans importance de l'isogamie telle qu'on la connaît chez *Pandorina* et la plupart des Chlamydomonadinées.

IV. Les caractères communs aux espèces de ce groupe des Tétrasporées sont : celes immobiles pendant la période végétative, plongées dans une masse gélatineuse ; ltiplication par bipartitions répétées du protoplasma ; à un certain moment, mise en erté des cellules sous forme de zoospores à deux cils, possédant quelquefois un point ge et des vacuoles pulsatiles ; selon les genres, il y aurait conjugaison de gamètes *etraspora*) ou formation de kystes (*Gloeocystis*).

Les espèces de ce groupe se distinguent des *Pleurococcacées* par la présence de zoosres et des *Chlamydomonadineæ* par l'immobilité de la cellule pendant la période gétative ; c'est là que j'ai cru devoir placer au moins provisoirement un genre uveau d'algues qui est remarquable à plus d'un titre, le *Schrammia barbata*.

V. Les espèces qui composent ce groupe des *Pleurococcacées* ont perdu la propriété former des zoospores ; elles se distinguent par là des *Tetrasporeæ* ; il en résulte une nséquence importante, c'est la disparition probable de tout acte sexuel ; chaque lule est susceptible de s'enkyster ; la formation de nouvelles cellules a lieu par bipartitions répétées. Ces cellules sont libres ou plongées dans une masse gélaeuse.

Les espèces étudiées dans ce groupe sont *Hariotina reticulata*, *Gomphosphæria rantiaca*, *Palmella hyalina*, *Placosphæra opaca* : les genres *Hariotina* et *Placosæra* sont nouveaux.

VI. Dans cette section, relative aux *Hydrodictyeæ*, l'auteur indique quel est le déoppement du *Polyedrium trigonum* qu'il a cultivé pendant plus d'un an en cellule mide.

Le genre *Polyedrium*, devra être placé à côté des *Scenedesmus* : ces deux genres ont caractère commun qui constitue une exception dans les *Hydrodictyeæ* ; la phase spore est supprimée ; il en résulte l'absence de toute sexualité ; ces caractères pourent conduire à placer ces genres dans les *Pleurococcaceæ* : tout bien considéré, il semble encore préférable de ne pas les éloigner des *Pediastrum*, des *Sorastrum*, c lesquels ils ont certainement d'étroites affinités.

Contribution à l'étude des organismes inférieurs.

Le Botaniste, 3e série, p. 1-58, avec 2 planches.

Ce mémoire comprend :

I. Étude de *Ophrydium versatile* : les Zoochlorelles ;
II. Observations sur les Acinétiens ;
III. Notes sur les Flagellés ;
IV. Histologie des Vampyrelles ;
V. Réponse à M. Kunstler. Les *Cryptomonas* : leur organisation, leurs affinités.

On ne sera pas surpris de rencontrer dans ce travail bon nombre de Protozoaires ; j'ai toujours considéré que leur connaissance constitue une excellente introduction à l'étude des algues et des champignons.

En ce qui concerne plus spécialement les Acinétiens, j'indique le mode de nutrition, la formation des embryons, la structure du micronucléus ; nombre de points controversés touchant la vacuole contractile, la nature des tentacules, la membrane du corps sont aussi examinés.

A propos d'un travail du Dr C. S. Minot.

Le Botaniste, 4e série, p. 188-189.

On lit dans *The Botanical Gazette,* n° 6, juin 1895, p. 280 :

« In *Science* (mars 22d), the paper of Dr C. S. Minot, read at the recent meeting of the American Society of Morphologists, on the « fundamental difference between plants and animals » is published in full. The formal definitions are as follows : « Animals are organisms which take part of their food in the form of concret particles, which are lodged in the cell protoplasm by the activity of the protoplasm itself : plants are organisms which obtain all their food in either the liquid or gazeous form by osmosis (diffusion) ». The interesting speculation is offered « that the absorption of solid particles of food is to be considered one of the most essential factors in determining the evolution of the animal kingdom ». « The plant receives its food passively by absorption, and the evolution of the plant world has been dominated by the tendency to increase the external surfaces, to make leaves and roots. The animal, on the contrary, has to obtain at least the solid part of its food by its own active struggle to secure food we may safely attribute a large part of the evolution of locomotor, nervous and sensory systems of animals ». Of course the correctness of the definition depends upon the definition of « food in the two cases ».

D'après ce qui précède, on pourrait croire que le Dr C.-S. Minot a trouvé une conception nouvelle dans la distinction des animaux et des végétaux.

La formule existe : elle a été donnée en 1886 dans des termes absolument identiques aux précédents, dans ma thèse de doctorat.

Contribution à l'étude des Acrasiées.

Le Botaniste, 5[e] série, p. 1-20.

La découverte d'un nouveau genre appartenant à la famille des Acrasiées nous ontre avec évidence l'origine animale de ces êtres ; ce genre vient combler une cune en permettant de relier directement les Acrasiées avec les Rhizopodes amœbirmes ; ses caractères sont tels qu'on pourrait hésiter sur sa place dans l'un ou utre groupe ; à un certain moment, c'est une amibe de grande taille que rien ne

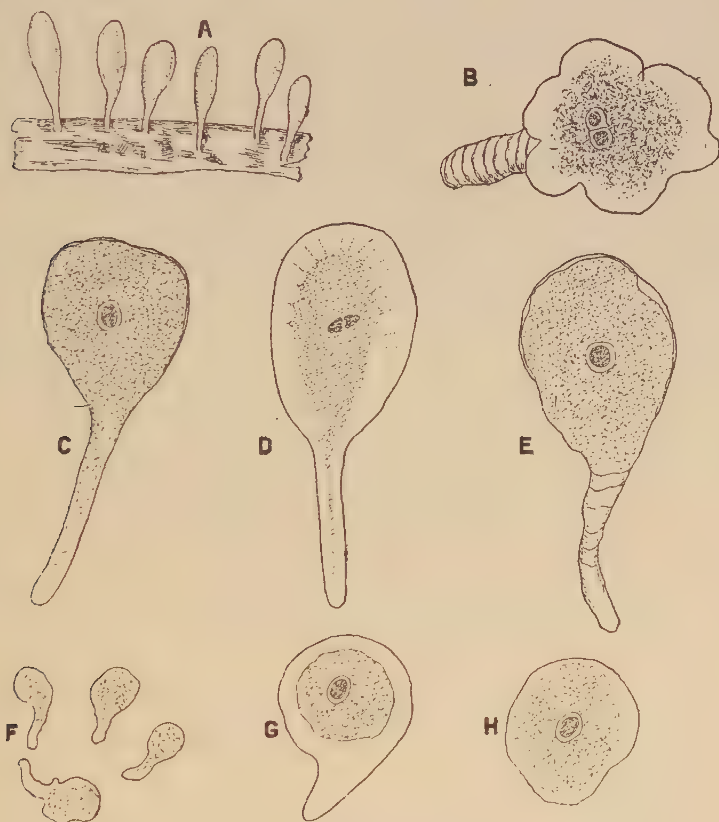


Fig. 1. — *Sappinia pedata.*

rmet de différencier des espèces comprises dans le genre *Amœba ;* ce n'est que par nsemble de son développement et surtout par les ressemblances qu'elle présente ec les *Copromyxa* qu'on est autorisé à la ranger parmi les Acrasiées.

Cet organisme a été rencontré sur de vieilles cultures de crottin de cheval : ces ltures avaient passé par de nombreuses alternatives de sécheresse et d'humidité ;

elles avaient été, en effet, laissées à l'air libre et de temps en temps seulement on l arrosait plus ou moins abondamment. C'est dans ces conditions que se formèrent s plusieurs d'entre elles des taches blanches laiteuses visibles à l'œil nu.

Ces taches, examinées au microscope, se montrèrent formées par la réunion d'l grand nombre d'individus placés les uns sur les autres ; il ne peut être question voir des plasmodes ordinaires, car il n'existe aucune fusion des divers protoplasm

Lorsqu'on vient à placer ces masses dans l'eau, les amibes deviennent libres; elles déplacent lentement en changeant de forme ; on voit d'un côté se former un large lo incolore dans lequel passe ensuite le protoplasma : ce dernier est souvent fineme granuleux, presque homogène : mais, dans certains individus, on trouve, dissémin dans le protoplasma, des globules ou des granules qui sont en rapport avec la nutritio leur grosseur et leur nombre sont variables ; on peut également y rencontrer d bactéries isolées ou réunies en colonies compactes.

Ces myxamibes rappellent beaucoup celles qui appartiennent au *Copromyxa prote* comme ces dernières, elles ressemblent à l'*Amœba limax* : elles possèdent une vacuol contractile, quelquefois deux.

Cette espèce présente dans le reste de son développement une particularité bi intéressante et qui n'a été signalée chez aucun Myxomycète.

Certaines amibes se placent perpendiculairement au support et s'étirent en forma un pédicelle souvent très long ; elles prennent ainsi l'apparence d'une poire enco fixée au rameau. Cet aspect rappelle tout à fait celui que prend le *Bursulla crystalli* Sorok., au moment de la formation du sporange; le reste du développement ne confir point les rapprochements qu'on pourrait être tenté de faire. Dans le *Bursulla cry tallina*, les formations pédicellées donnent naissance à huit myxamibes, qui peuvent réunir en plasmodes par deux ou davantage, tandis que, dans notre genre, elles paraissent avoir aucun rapport avec la fructification.

Le genre nouveau décrit ici a été pris comme type d'une tribu des Acrasiées, Sappiniées : les Traités généraux récents en font mention.

L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante.

Le Botaniste, 6ᵉ série, p. 1-63.

L'influence du mode de nutrition est tout d'abord suivie et étudiée pour le grou des Algues et celui des Champignons : la structure si particulière des mycètes corre pond à une nécessité physiologique.

Une nouvelle interprétation est proposée en ce qui concerne la phylogénie Cormophytes ou plantes vasculaires.

L'habitat aquatique rend inutile une localisation de la nutrition superficielle et de nutrition holophytique sur des organes spéciaux ; aussi, chez les Algues, même plus élevées en organisation, les deux modes de nutrition restent-ils confondus; trouve bien à la vérité çà et là dans les différents groupes des rhizoïdes ou crampo mais on doit les considérer en général plutôt comme des organes de fixation que com des organes d'absorption.

Lorsque l'organisme végétal prend possession de la terre ferme, il se produit une aptation à ce nouveau milieu qui entraîne la formation de la plante feuillée; la nutri- on superficielle ne peut s'exercer en effet que dans le sol; la nutrition holophytique peut agir que dans l'air : ainsi se trouve amenée une localisation de ces deux modes nutrition, qui a eu pour résultat la différenciation des divers organes des Cormo- ytes, c'est-à-dire des feuilles, tiges, rameaux, racines, poils absorbants.

Les Cormophytes inférieurs sont représentés par les Muscinées et les Cryptogames sculaires : on admet que les Algues ont donné naissance aux Muscinées; ces der- ères à leur tour se continueraient par les Cryptogames vasculaires.

La filiation doit être comprise d'une autre manière : les Muscinées et les Crypto- mes vasculaires sont deux groupes, qui ont un point de départ commun parmi les gues; ils représentent deux rameaux différents de l'évolution :

1° Dans l'opinion classique, on est forcé de comparer un appareil de fructification, sporogone, si peu différencié soit-il, à la Fougère feuillée; dans la mienne, la tige des éridophytes résulte d'une différenciation d'un thalle, c'est-à-dire d'un appareil gétatif. Au lieu d'avoir recours à l'exception, on rentre dans la règle générale, car rtout on voit que la différenciation a porté, dans la constitution des nouveaux indi- dus, sur le thalle, ce qui est tout naturel puisque c'est lui qui, par le fait même de sa gétation, subit les influences favorables ou défavorables à sa nutrition et à sa vie.

2° Dans l'opinion régnante, on doit s'attendre à trouver de nombreuses transitions tre l'appareil sporogonien des Muscinées et le système végétatif des Fougères : or, ut au contraire, il existe entre les deux groupes une « séparation tranchée, dont rien est venu jusqu'à présent diminuer la profondeur [1] ». Il n'existe pourtant aucune ison apparente d'une semblable anomalie. Avec la nouvelle interprétation proposée, tte séparation tranchée se déduit naturellement des faits : on la voudrait même core plus complète. Si le sporogone, en effet, était resté partout rudimentaire, mme chez les *Riccia*, les *Andrea*, les *Archidium*, il ne serait probablement venu que fficilement à l'idée de penser que « toute l'histoire de l'évolution végétale semble timement liée aux destinées de cet appareil sporogonien [2].

3° Dans l'opinion régnante, on se préoccupe peu des Mousses fossiles : son adoption traîne pourtant la nécessité d'un abondant développement de Muscinées dès les oques les plus reculées; or, celles qu'on a rencontrées jusqu'ici sont tertiaires et es se réduisent à quelques espèces et quelques genres [3]. Il est pourtant difficile de mprendre pourquoi leurs empreintes ont partout disparu, alors qu'on retrouve en antité considérable des traces de feuilles et de fructifications de Fougères dès poque primaire.

L'interprétation nouvelle fait disparaître en partie cette difficulté; les deux groupes t eu une origine commune, ils se sont développés parallèlement; les Muscinées ont varié que très lentement : leurs représentants sont peu nombreux, et ils ont pu sser inaperçus. Ce n'est qu'à notre époque qu'ils atteignent leur épanouissement

---

(1) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, 2e édit., p. 1363.
(2) Marion et Saporta, *L'évolution du règne végétal : Phanérogames*, p. 191.
(3) Schimper, *Traité de Paléontologie végétale*, t. I, 1869, p. 240.

complet. J'explique pourquoi les Muscinées ont évolué si lentement, alors que Ptéridophytes se différenciaient si rapidement et se continuaient par les Gymn spermes et les Angiospermes.

On pourrait même, à la rigueur, aller jusqu'à admettre, s'il était nécessaire, que Bryophytes se sont différenciés postérieurement aux Ptéridophytes : la communau d'origine n'est pas un obstacle à cette hypothèse, puisqu'on est forcé de reconnaît en tout état de cause, la persistance aux époques géologiques de représentants du ty ancestral voisins des *Coleochaete*.

On pourrait encore citer un certain nombre de faits qui s'accordent mieux avec développement parallèle qu'avec un développement consécutif des deux groupe différences dans la structure des anthérozoïdes, dans la morphologie et la structure l'appareil sporangial et de l'appareil anthéridien.

Ces idées sont destinées, semble-t-il, à remplacer prochainement la théorie classiq relative à l'origine de la plante feuillée.

Mémoire sur les Chlamydomonadinées.

Le Botaniste, 6e série, 1889, p. 65-263, avec nombreuses figures dans le texte.

Les Chlamydomonadinées constituent un groupe de transition qui établit un passa entre les Flagellés et les Chlorophytes ; c'est un des premiers échelons de la séri végétale; la nutrition holophytique s'y montre pour la première fois. Il semble que soit aussi chez ces algues ou leurs ancêtres directs que s'est manifestée tout d'abord l sexualité; il en résulte une alternance dans la reproduction agame et la reproducti sexuelle qui se retrouve dans presque tous les végétaux.

Les Chlamydomonadinées forment donc, il semble, le pivot principal du règ végétal: tout ce qui touche à leur organisation, à leur structure, à leur développeme intéresse la série entière des Chlorophytes.

Le plan tracé récemment de l'évolution végétale dans ses rapports avec la nutrition indique les points qui doivent attirer de préférence l'attention des naturalistes: il es certain qu'une étude approfondie des Chlamydomonadinées était devenue nécessair

Les recherches ont porté principalement:

1° *Sur la distinction, dans la cellule, du protoplasma proprement dit et du chroma tophore.*

Dans presque tous les cas, les doubles colorations ont permis d'établir une limi nette entre le protoplasma et le chloroleucite. L'unique chloroleucite de la cellule parfois sa masse traversée par des trabécules protoplasmiques. La structure du prot plasma est homogène ou granuleuse; on y distingue parfois un réticulum à maill fines; celle du chloroleucite est alvéolaire; les alvéoles de grandeur variable contie nent les grains d'amidon.

---

(1) P.-A. Dangeard, *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (*Le Botanis* 6e série, 26 mars 1898).

° Sur la structure du noyau et son mode de division.

a structure du noyau varie beaucoup plus qu'on ne l'a supposé ; c'est ainsi que l'in-valle compris entre la membrane nucléaire et le nucléole reste parfois complètement ensible à l'action des réactifs; plus souvent, il se colore uniformément en rouge ou bleu; enfin, on peut y distinguer des granulations chromatiques à l'état de fin poin-; lorsqu'elles sont plus grosses, on aperçoit, assez rarement du reste, un réticulum inine.

a karyokinèse est de règle dans cette famille ; la découverte de la division indirecte s presque tous les genres (*Chlorogonium*, *Phacotus*, *Carteria*, *Chlamydomonas*) stitue l'un des résultats les plus importants de ce travail. J'ai réussi à compter le nbre des chromosomes qui est constant dans une même espèce, mais variable dans espèces voisines et les différents genres; les divers stades de la karyokinèse rap-ent ceux qu'on a décrits dans les plantes supérieures.

° Sur le mode de bipartition de la cellule dans la formation des zoospores et des nètes.

es cloisons et par suite les lignes de séparation des cellules-filles sont perpendicu-es au fuseau achromatique. Celui-ci, d'autre part, a une orientation qui dépend, en nde partie tout au moins, de la disposition relative du protoplasma et du chloroleu-dans la cellule; il en résulte que l'on connaît maintenant la raison principale qui que les divisions sont tantôt longitudinales, tantôt transversales.

° Sur le mode de réduction du nombre des chromosomes.

e nombre des chromosomes est le même dans les sporanges ordinaires et dans les nétosporanges; il reste constant chez ces derniers au cours des bipartitions succes-s. La réduction chromatique n'a donc pas lieu avant la fécondation, ce qui vient à pui des idées que j'ai émises sur la signification de la reproduction sexuelle. Il est -à-fait probable que cette réduction se fait à la germination de l'œuf.

° Sur les phénomènes de fécondation.

ans les deux gamètes qui s'unissent pour former l'œuf, les noyaux qui se fusionnent présentent aucune différence sensible ni de grosseur ni de structure; on y distingue nucléole et en général des granules chromatiques. Il se produit une attraction nifeste entre les deux noyaux qui arrivent au contact; en ce point la membrane léaire disparaît; les deux nucléoles restent quelque temps distincts, puis se onnent en un nucléole unique qui augmente de volume, ainsi que le noyau lui-ne. En somme, la fusion des noyaux se présente exactement comme dans la baside l'asque des champignons supérieurs comme dans l'oogone d'un *Œdogonium* ou ne Vaucherie.

L'organisation et le développement du Colpodella pugnax.

Le Botaniste, 7e série, p. 5-29, Planche I.

° Il ressort nettement de ce travail que le *Colpodella pugnax* Cienkow. ne peut être ntifié avec le *Bodo caudatus* Stein; les différences entre les deux espèces portent

principalement sur le nombre et la distribution des flagellums; le *Colpodella pugna[x]* ne possède qu'un flagellum qui est inséré à la partie postérieure du corps; le *Bo[do] caudatus*, comme les autres espèces du genre, a deux flagellums qui sont insérés à [la] partie antérieure du corps: on peut donc affirmer que le *Copodella pugnax* ne pe[ut] rentrer dans le genre *Bodo*.

2° Le protoplasma, dans les espèces du genre *Bodo*, est plus ou moins réfringen[t] plus ou moins homogène; mais si l'on se reporte au Mémoire de Klebs, on consta[te] qu'on n'y a jamais signalé la présence d'amidon; or, il existe de nombreux granul[es] amylacés dans le cytoplasme du *Colpodella pugnax*: c'est là un fait digne de remarqu[e] surtout si l'on considère que l'amidon ne se rencontre que chez un petit nombre [de] Flagellés incolores, comme le *Polytoma uvella* et le *Chilomonas Paramœcium*.

3° L'existence d'un sillon ventral et d'une bouche chez le *Colpodella pugnax* [ne] permet pas de conserver plus longtemps cet organisme dans les Monadinées zoosp[o]rées, au voisinage des *Pseudospora*; d'autres raisons tirées du développement viendro[nt] confirmer cette manière de voir.

4° La présence d'un noyau est indiquée pour la première fois dans cette espèce; [sa] structure, autant qu'il a été possible d'en juger, n'est pas vésiculeuse comme celle [du] noyau de la plupart des Flagellés; le nucléoplasme est chargé de chromatine et l'e[n]semble du noyau est érythrophile.

L'érythrophilie du noyau des Colpodelles n'entraîne aucune conséquence partic[u]lière; ainsi que l'a constaté récemment Rosen, on ne sait encore rien sur les caus[es] qui amènent la *cyanophilie* ou *l'érythrophilie* du noyau. Strasburger a bien, il est vr[ai], essayé d'expliquer la cyanophilie: cette réaction serait liée à une mauvaise nutriti[on] de la cellule ou au faible intervalle de temps qui sépare le noyau à l'état de repos [du] noyau à l'état de division; plusieurs des faits signalés par Rosen semblent contred[ire] cette manière de voir; chez les Colpodelles, l'érythrophilie coïncide certainement av[ec] une nutrition extraordinairement active et abondante.

5° Le périplaste possède des propriétés d'élasticité et de résistance aux réact[ifs] colorants plus développées que chez n'importe quel autre Flagellé.

6° La formation des zoospores, dans le sporange, n'est pas simultanée comme ch[ez] les Monadinées zoosporées; elle résulte de bipartitions successives.

7° La première bipartition est parallèle à l'axe; elle est donc longitudinale. [Ce] caractère rapproche le genre *Colpodella* des Flagellés ordinaires.

Nutrition ordinaire, nutrition sexuelle et nutrition holophytique.

Le Botaniste, 8e série, 1901, p. 59-94.

(Analyse de M. le professeur Giard.)

Ce travail est le complément de deux Mémoires antérieurs publiés dans le mê[me] Recueil (1). Nous en résumerons les points les plus importants en employant auta[nt] que possible la terminologie usitée par l'auteur lui-même :

---

(1) P.-A. Dangeard, *Théorie de la sexualité* (*Le Botaniste*, 6e série, p. 263); *Programme d['un] essai sur la reproduction sexuelle* (*Le Botaniste*, 7e série, p. 263).

Si l'on examine les choses sans parti pris, il est indiscutable que la nutrition ordi-ire offre beaucoup plus de rapports communs avec l'acte sexuel qu'avec la nutrition lophytique ou chlorophyllienne. Aussi la nutrition ordinaire peut, au moins dans rtains cas, remplacer l'autophagie sexuelle (conjugaison). Les expériences de Maupas ivent être interprétées de cette façon. L'union des gamètes remplace une période nutrition ordinaire. La copulation des gamètes avec fusion des noyaux n'est en réa-é qu'une sorte de retour en arrière, annulant l'effet de l'absence d'une période de trition et la remplaçant effectivement.

La gène nutritive produite par la disette d'aliments a le même effet que celle qui a ur cause l'accroissement de volume; elle détermine la division cellulaire, C'est pour la que nous trouvons, au début de la sexualité, les deux phénomènes réunis et don-nt aux gamètes leur caractère propre. La parthénogénèse est possible non seulement r un apport d'énergie ou d'aliment mais encore par un ralentissement momentané s fonctions qui a pour conséquence une économie d'énergie interne. Si la deshydra-tion suivie d'hydratation peut provoquer le développement parthénogénétique, c'est fin de compte le ralentissement momentané des fonctions obtenu par cette deshy-atation qui est seul en cause. Il diminue la dépense d'énergie interne et nous ren-ons ainsi dans le cas général.

La fonction chlorophyllienne (nutrition holophytique) domine la vie de la plante tout tière. Les organismes inférieurs incolores ne forment pas en général d'amidon dans ur protoplasma. Aussi est-il surprenant de constater qu'à l'origine de chacun des groupes ii forment la base des Chlorophytes il existe un Flagellé incolore produisant soit de midon, soit du paramylon (*Polytoma uvella*, *Chilomonas paramæcium*, *Colpodella ignax*, *Gymnodinium verticella*, *Astasia*). On est donc en droit de dire que la forma-on de l'amidon ou du paramylon a précédé phylogénétiquement la différenciation des ucites et l'apparition de la chlorophylle. Les observations de Belzung et de Davis ndent à montrer qu'il en est de même dans l'ontogénie des végétaux. Par conséquent s conditions de la différenciation des plastidules sont sans doute encore aujourd'hui lles qui ont donné naissance à ces éléments de la cellule au cours de l'évolution.

D'après ses études sur *Chilomonas paramæcium* et *Polytoma uvella*, Dangeard est sposé à croire que la différenciation des leucites a eu pour origine la formation d'a-idon dans les points les plus éloignés du noyau, la zone amylifère, devenue immobile, acquis des propriétés différentes de celles du protoplasma ordinaire en contact avec noyau et en échanges incessants avec lui. Si les Champignons et les Métazoaires ne ossèdent pas la fonction chlorophyllienne, c'est parce que leurs ancêtres n'ont pas su ettre en dépôt dans leurs cellules l'amidon nécessaire à la production du pigment lorophyllien. Toutefois, à l'origine, le protoplasma incolore aurait la faculté d'assi-iler l'anhydride carbonique lui-même, le Nitromonade a conservé cette propriété; on cultive en milieu purement minéral sans autre carbone que celui du carbonate de lcium. Les parasites (*Colpodella pugnax*) utilisent l'amidon étranger pour en faire élément de leur propre organisme.

Recherches sur les Eugléniens.

Le Botaniste, 8e série, p. 1-261.

(Analyse de M. le professeur Sauvageau.)

Dans un historique étendu, l'auteur discute d'abord les travaux publiés sur la nature, la classification et l'histologie des *Eugléniens* par Ehrenberg, Dujardin, Bütschli, Stein, Klebs, etc.

On rencontre les *Eugléniens* dans les eaux chargées de matières organiques en décomposition: cours des fermes, ornières des routes, mares à bestiaux, etc., en pellicules superficielles, en suspension ou en dépôt. L'auteur les conserve dans des assiettes creuses où il vide les flacons de récolte, ou bien il les cultive en chambre humide. Il suit les modifications d'une même espèce en la cultivant dans les différents milieux déjà recommandés par Zumstein. Pour étudier la division du noyau, on fixe les individus le soir même de la récolte, ou le lendemain de bonne heure, car la division a lieu pendant la nuit; les meilleurs fixateurs sont l'alcool absolu et le liquide de Flemming. Le protoplasma et les chloroleucites se distinguent bien par l'action successive du picrocarmin et de l'hématoxyline, le noyau et le nucléole par la fuchsine acide et l'hématoxyline.

Les espèces étudiées sont nombreuses. L'auteur les groupe, avec Klebs et Senn, en *Euglenæ* à nutrition le plus souvent holophytique, *Astasiæ* à nutrition saprophytique et *Peranemeæ* à nutrition animale; il rappelle ou discute les résultats connus, en apportant de nouveaux. Je ne puis le suivre dans ces descriptions successives mais, les considérations d'un intérêt général qui terminent le travail de Dangeard devant paraître d'autant mieux justifiées que les espèces étudiées sont plus nombreuses, je crois bon de les énumérer ici :

EUGLENEÆ.

A. — *Euglena* à chloroleucites en rubans ou en bâtonnets plus ou moins longs.

1° Groupe de l'*E. viridis*: *E. viridis* Ehrenb. et sa variété *olivacea* Klebs, avec chloroleucites disposés en une étoile médiane et noyau postérieur; *E. granulata* Dujardin et sa var. *terricola* nov. var. avec chloroleucites disposés en 2-3 étoiles et noyau médian; *E. proxima* nov. sp. à chloroleucites dissociés, sans pyrénoïdes; *E. variabilis* Klebs distincte de la précédente par sa forme ovale au moment de la division, au lieu de la forme sphérique.

2° Groupe de l'*E. sanguinea* où la membrane est plus fortement striée, non soluble dans l'acide acétique, avec *E. sanguinea* Ehrenb., ovale cylindrique de 120 µ de long et *E. splendens* nov. sp., ovale, de 70-80 µ de long, sans hématochrome.

B. — *Euglena* à chloroleucites en forme de disque.

1° Groupe de l'*E. velata* où chaque chloroleucite contient un pyrénoïde en son milieu: *E. velata* Klebs ovale, de 100 µ sur 25-30 µ, et 20-30 chloroleucites profondément découpés; *E. granulata* Schmitz de 60-80 µ sur 20 µ et 10-15 chloroleucites à

ords irréguliers; *E. polymorpha* nov. sp., de 88-90 μ sur 20-25 μ, à flagellum attei-nant jusqu'à 2 fois la longueur du corps, avec au moins 15 chloroleucites arrondis ou réguliers; *E. flava* nov. sp. de la forme et de la dimension de l'*E. viridis*, 10-12 hloroleucites arrondis disposés parallèlement à la surface, forme parfois de l'hémato-hrome; *E. sociabilis* nov. sp., distincte de l'*E. velata* surtout parce que les bipartitions continuent sous la première enveloppe et forment des colonies sphériques de 4-8 cellules; *E. pisciformis* Klebs, de 30 μ sur 6-7 μ et 2 longs chloroleucites; *E. gra-lis* Klebs de 40-45 μ sur 10 μ, et 12-15 chloroleucites arrondis; *E. deses* Ehrenb., ylindrique de 70-200 μ de long = *E. Ehrenbergii* Klebs.

2° Groupe à chloroleucites sans pyrénoïde, à mouvement métabolique faible ou nul, ablissant le passage au *Phacus* avec: *E. oxyuris* Schmarda de 490 μ sur 30-40 μ; *. tripteris* Klebs de 70-80 μ sur 12-14 μ à corps tordu; *E. acus* Ehrenb à corps en rme d'aiguille; *E. spirogyra* Ehrenb.

Eutreptia, *E. viridis* Perty; *Colacium*, *C. calvum* Stein, *C. arbuscula* Stein, *C. vesi-ılosum* Ehrenb.; *Ascoglena*, *A. vaginicola* Stein; *Phacus*, *P. pleuronectes* Nitsch, *. alata* Klebs, *P. longicauda* Ehrenb., *P. pyrum* Ehrenb., *P. ovum* Ehrenb., *P. par-ıla* Klebs, *P. clavata* nov. sp., voisin du *P. oscillans* Klebs; *Trachelomonas*, *. volvocina* Ehrenb., *T. lagenella* Stein, *T. hispida* Stein, *T. intermedia* nov. sp., qui ffère du *T. volvocina* en ce qu'il a 4-5 chloroleucites au lieu de 2; *T. caudata* Stein, *. armata* Stein, *T. reticulata* Klebs, *Cryptoglena*, *C. pigra* Ehrenb.

Astasiæ.

Astasia, *A. margaritifera* Schmarda, *A. curvata* Klebs; *Menoidium*, *M. incurvum* lebs.

Peranemaceæ.

Peranema, *P. trichophorum* Ehrenb., *P. medio-canellata* Stein; *Entosiphon*, *E. sul-ıtum* Stein, dont le *bâtonnet* si discuté est, d'après Dangeard, un véritable tube, car s granules alimentaires qui y pénètrent descendent à la partie postérieure du corps rentrent dans le cytoplasme.

Dans une deuxième Partie de son travail, l'auteur étudie les mouvements du corps l propose de remplacer le mot métabolie par spasmodie), l'organisation générale de cellule, les chloroleucites, le paramylon, la reproduction des *Eugléniens*. Le Chapitre plus intéressant a trait à la structure et à la division très controversées du noyau.

La grosseur du noyau est ordinairement en rapport avec celle du corps. La structure ticulée qu'on lui attribue n'existe pas; elle est due à un parasite. Le noyau comprend ne membrane (parfois absente), du nucléoplasme et un nucléole central, sphérique. l'état de repos, le nucléoplasme paraît homogène ou pseudogranuleux; les pseudo-ranulations, en nombre très variable dans une même espèce, ont été prises par rtains auteurs pour des chromosomes. Pour Dangeard, le nucléoplasme est un eloton formé par l'enroulement en divers sens d'un simple cordon, son aspect omogène ou granuleux est uniquement dû à la façon plus ou moins dense dont sont ntremêlés les replis du spirème qu'il appelle *chromospires*.

Lors de la division, le noyau augmente de volume, les chromospires se distinguent comme de simples granulations, des bâtonnets ou des fibrilles. Le nucléole sphérique s'étire transversalement en bâtonnet qui continue à s'allonger jusqu'à paraître comme un trait diamétral, puis il se renfle à ses deux extrémités, en s'amincissant en son milieu, et déborde le noyau. En même temps, les chromospires deviennent plus distinctes et semblent des fibrilles qui peu à peu s'orientent quasi parallèlement à l'axe nucléolaire. Malgré cela, les chromospires forment encore un cordon unique et homogène. C'est la prophase. Il se produit un léger temps d'arrêt, et l'anaphase commence. Le peloton tend à se séparer en deux moitiés; les chromospires sont plus nettes aux pôles, deviennent sensiblement parallèles au milieu du noyau, se brisent à l'équateur ; cette division transversale entraîne évidemment la fragmentation du spirème et chaque segment est un chromosome. L'axe nucléolaire étiré se rompt en son milieu, sa substance se condense en un amas sphérique autour duquel les chromosomes s'unissent en un nouveau spirème, et les deux noyaux frères sont formés.

Tous les *Eugléniens* divisent leur noyau suivant ce schéma bien différent de la mitose ou karyokinèse, puisque la séparation du peloton en deux moitiés se fait par rupture transversale et non par dédoublement longitudinal. Dangeard propose d'appeler haplomitose ce mode de division nucléaire et téléomitose la karyokinèse ou division indirecte ordinaire pour rappeler que celle-ci représente le dernier terme de complication.

L'amitose par étirement ou par cloisonnement a une signification biologique obscure; il est possible qu'un certain nombre de cas cités rentrent dans l'haplomitose.

Il n'en est pas de même des deux autres cas de division nucléaire. Les *Eugléniens*, les Infusoires ciliés, les *Acinétiens*, les *Péridiniens* ont une division par haplomitose. Or, l'évolution de ces groupes a été très limitée ; ils n'ont point pris part à la différenciation des *Métaphytes* et des *Métazoaires*. La téléomitose est une division nucléaire perfectionnée ; on la rencontre chez les *Chlamydomonadinées*, les *Volvocinées*, les *Vampyrellées*, les *Chytridinées*, les *Métaphytes* et les *Métazoaires*. C'est celle dont les représentants ont évolué vers les formes supérieures.

Les *Flagellés* sont à la base des êtres vivants; ils comprennent deux séries parallèles ayant évolué séparément avec un mode de division nucléaire différent. L'étude du noyau permettra de classer les représentants de l'ancien groupe des Protistes, suivant leurs vraies affinités, en s'appuyant sur la doctrine de l'évolution.

Un nouveau genre de Chytriacées : le *Rhabdium acutum*.

Le Botaniste, 9e série, p. 21–23.

J'ai rencontré dans une source d'eau ferrugineuse, des filaments de *Spirogyra* et d'*Œdogonium* dont la surface était recouverte par une quantité de petits tubes incolores de nature inconnue; on aurait pu facilement les confondre avec une Bactériacée filamenteuse quelconque en voie de développement.

L'étude histologique de ces singulières productions et des cultures nombreuses on

ntré qu'il s'agit d'une Chytridiacée nouvelle d'organisation très simple ; je lui onné le nom de *Rhabdium acutum*, à cause de sa forme en baguette très caracstique.

Sur le nouveau genre Protascus.

Comptes rendus, t, CXXXVI.

n étudiant les nombreux parasites qui s'attaquent aux Anguillules, j'ai rencontré espèce qui a passé inaperçue jusqu'ici, sans doute à cause de sa ressemblance avec *Myzocytium vermicolum*.

e thalle adulte a la forme d'une bouteille placée dans l'axe de l'hôte ; le col très ngé se recourbe pour venir perforer la paroi de l'Anguillule : assez rarement, le le est composé de plusieurs articles semblables,

ar sa forme et sa structure, ce champignon est voisin des *Lagenidium* et des *Myzoum* ; mais l'existence des spores immobiles et le mode particulier de projection indint des affinités précises du côté des Ascomycètes inférieurs ; l'opinion de Brefeld la parenté de l'asque et du sporange se trouve à nouveau confirmée, et c'est pouri je propose de désigner ce genre sous le nom de *Protascus* : l'espèce sera le *Prous subuliformis*, à cause de l'aspect des spores.

exiſte, en outre des *Protascus*, un certain nombre de genres qui établissent la sition entre les Phycomycètes et les Ascomycètes : ce sont principalement les *Proyces* et les *Taphridium* ; l'asque dans ces genres dérive directement du sporange uel.

ais il ne faut pas oublier que la grande majorité des Ascomycètes, au lieu de for simplement des asques comme les précédents, aux dépens du sporange asexuel, hérité du sporange provenant de la germination de l'œuf. On n'en saurait guère er lorsque l'on compare avec soin la reproduction sexuelle du *Polyphagus* et sur celle du *Dipodascus* avec la formation de l'asque.

Études sur le développement et la structure des organismes inférieurs.

Le Botaniste, 11ᵉ série, mai 1910.

(Analyse de M. Hariot, du Museum.)

11ᵉ série du *Botaniste* renferme, comme le dit M. Dangeard, une réunion de Moaphies faites au jour le jour, au hasard des rencontres heureuses. Elle comprend Parties : étude des Amibes, description de nombreux Rhizopodes, étude et descripde Flagellés et en particulier de Monadinées, étude de quelques groupes d'algues ieures dans leurs relations avec les Flagellés. Dans la cinquième partie sont résules principaux résultats du travail.

genre *Amœba* doit encore conserver une grande extension. Il faut y faire rentrer

toutes les espèces à protoplasma dépourvu de membrane pendant la période végétati se déplaçant au moyen de pseudopodes, se nourissant en général au moyen d'alime ingérés à l'intérieur, se multipliant par bipartition. Le développement se termine un simple enkystement, accompagné ou non de fusions nucléaires. Il est à peu p impossible de le démembrer avec quelque chance de succès, et même il est très dil cile le plus souvent de caractériser les espèces les plus vulgaires. Les recherches la structure du noyau ont amené à la connaissance des Nucléophages et ont permis d' miner la question de spermatozoïdes et d'œufs. L'autogamie y a été signalée, mode fécondation déjà décrit par MM. Dangeard et Sappin-Trouffy dans les Urédinées. D un certain nombre d'*Amœba* on peut constater une téléomitose normale (*A. Gleicher Chattoni*, *paradoxa*), Dans les variétés de l'*Amœba Limax* on trouve un mode karyokinèse tout particulier. Dans l'*Amœba viridis* la division du noyau n'a pas observée. M. Dangeard étudie ensuite une Amibe à mouvements lents, le *Pelomy vorax*, en faisant remarquer qu'à l'heure actuelle il n'existe aucun caractère réel ment constant pour le genre *Pelomyxa*. On trouve à la surface du corps de cette Ami de singulières productions filamenteuses probablement d'origine fongique, auxque l'auteur donne provisoirement le nom d'*Amœbophilus Penardi*. Il est à peu près cert que la création des genres *Ouramœba* et *Longicauda* a pour cause la présence de rasites analogues. Les Amibes peuvent être considérées comme une sorte de cen d'évolution autour duquel rayonnent un certain nombre de lignes phylogénétiques par lesquelles les Rhizopodes. M. Dangeard étudie quelques espèces appartenant aux *La rinthula* (*Labyrinthula Zopfii*) qui sont des colonies d'Amibes dans lesquelles cha cellule conserve son indépendance et s'enkyste individuellement sans formation spores ; aux *Arachnulæ* (*Gymnophrydium hyalinum*) Amœbiens réticulés considé comme des Monères : aux Thecamœbiers, différents des Amibes par la présence d' capsule et l'absence de pseudopodes *Cochliopodium*, *Arcella*, *Lecythodytes*, *Lecythi* Dans ce dernier, qui constitue un genre nouveau, on constate une chambre nuclé entourée d'une zone nette de protoplasma dense, ce qui le rapproche des *Lecythodytes* l'augmentation considérable du noyau à la prophase. Ce caractère, ainsi que la prése d'un centrosome extranucléaire, la formation de la plaque nucléaire aux dépens granules chromatiques donnent à cet organisme une place à part dans la téléomitose.

Les Flagellés ne sont que des Amibes qui ont changé leurs pseudopodes en flagellu Cette transformation peut être suivie dans le *Cercomonas*. Leur Systématique est co prise de façon variable avec les auteurs. Il faut en retirer les Volvocinées, Chlamy monadinées, Polyblépharidées, Eugléniens, Péridiniens etc.; quoique le blépharopla ne puisse être assimilé à un second noyau, il n'existe pas moins des Flagellés à de noyaux, par exemple le *Trepomonas agilis* et les autres *Distomata*.

La petitesse des noyaux est telle qu'il est très difficile de suivre et d'interpréter stades de la division, aussi est-on loin de s'entendre sur les détails de cette divisi Dans les *Monas* il y a une téléomitose normale semblable à celle des Chlamydomon nées ; quelques phénomènes d'autogamie et de reproduction sexuelle ont été vus c les Flagellés proprement dits.

Les recherches de M. Dangeard lui permettent d'espérer qu'on pourra, d'aprè mode de division du noyau, établir des lignées phylogénétiques. Tantôt la division n cléaire a lieu suivant le type de l'*Amœba Limax* (*Bodo caudatus*, *ovatus*, etc.); ta

me dans l'*Amœba Gleichenii* (*Cercomonas longicauda*, *Monas vulgaris*, *Antho-sa*). Dans les *Monas* on a signalé une substance analogue à la leucosine, substance nature encore mal déterminée (albuminoïde ou hydrate de carbone) qui paraît jouer rôle important lors de l'enkystement.

n rencontre accidentellement dans les cultures de petites sphères arrondies que Stein sidère comme des germes endogènes. Ce sont des *Sphœrita* ou des colonies de robes. On a observé dans les cultures d'*Anthophysa* des kystes qui se forment par gamie; leur germination n'a pu être obtenue.

'existence de l'autogamie chez l'*Anthophysa* et ses formes *Monas* dissociées établit point de rapprochement avec les Amibes.

. Dangeard étudie encore quelques *Trepomonas*, *Codonosiga*, *Codonocladium*, *Sal-gœca*, *Spongonomas*. De l'ensemble de ses observations sur les Flagellés, on peut uire quelques points intéressants :

Mode particulier de division nucléaire chez les *Bodo*, sorte de transition entre le décrit chez l'*Amœba Limax* et l'haplomitose des Eugléniens : le nucléole se di- pour fournir les deux calottes polaires; la répartition de la chromatine sous forme âtonnets, de granulations ou de chromosphères est assez imparfaite.

Téléomitose normale des *Cercomonas*, *Monas*, *Anthophysa*, *Trepomonas*, etc., fuseau, plaque équatoriale, stade tonnelet, chromosomes en nombre fixe dans que espèce.

Relation de l'appareil locomoteur avec le noyau.

Exemple intéressant d'autophagie sexuelle dans l'*Anthophysa vegetans*.

es Algues inférieures dont s'est occupé M. Dangeard, sont des Chloromonadinées, Cryptomonadinées, des Eugléniens, etc., qui dérivent directement des Flagellés t ils possèdent la téléomitose normale ou l'haplomitose. Mais il peut exister des qui paraissent tout-à-fait exceptionnels, parce qu'un certain nombre de chaînons quent, ont disparu ou bien sont simplement encore ignorés. Dans les Chloromona-ées (*Vacuolaria virescens*), il est probable que la division du noyau se fait par simple nglement, sans formation de chromosomes ou de spirème ; il existe un chromi-n et des chloroleucites. On n'entrevoit pas actuellement le point de contact avec Flagellés et il est impossible de préciser leurs affinités. Le *Chilomonas* possède une ose qui diffère à peine de la téléomitose ordinaire, sauf le très grand nombre et la tesse des chromosomes, la forme irrégulière de la plaque chromatique. Chez le *ptomonas ovata* la division est directe ou par karyokinèse comme chez les *Chilo-as*. Il en est de même chez une autre espèce du même genre (la karyokinèse ant toutefois qu'exceptionnelle) colorée par un pigment bleu.

hez les Eugléniens l'haplomitose est habituelle et permet de reconnaître parmi les gellés ceux qui ont donné naissance à ces Algues inférieures. Dans l'*Euglenopsis ax* la division du noyau doit être interprétée comme une amitose par étirement. t dans cette amitose que prend son origine l'haplomitose des Eugléniens. L'*Eu-opsis* serait l'ancêtre flagellé. Chez les *Peranema* l'haplomitose est normale. Le au du *Scytomonas pusilla* se divise par amitose avec étirement. Dans le *Scyto-as* on remarque chez quelques individus une échancrure postérieure qu'il est cile d'expliquer. Il n'y a là aucune connexion avec une bipartition; l'hypothèse

d'une copulation est plus séduisante, mais il est difficile de concilier la présence d' flagellum unique avec la fusion de deux gamètes.

Dans la cinquième partie l'auteur traite à un point de vue général quelques-uns problèmes qui se rattachent étroitement à la vie des organismes inférieurs « et qui une répercussion immédiate sur notre façon d'envisager la biologie des êtres su rieurs » : la chromatine extranucléaire, le noyau et son mode de division, la sexua générale, la théorie de la sexualité.

Nous n'avons pu donner dans cette analyse qu'une faible idée de l'importance travail de M. Dangeard, travail très nourri de faits et d'observations, qu'il faut lire d bout à l'autre.

P. Hariot.

Les analyses qui précèdent permettent déjà de se rendre compte de la p que j'ai prise à l'histoire du développement des organismes inférieurs; dehors du problème général de la distinction des animaux et des végétaux, d le domaine des infiniment petits, d'autres problèmes importants se sont p sentés auxquels j'ai essayé de donner une solution : j'en examinerai quelqu uns dans les pages qui vont suivre.

IMPORTANCE DE LA CHLOROPHYLLE EN CLASSIFICATION.

Il existe des animaux colorés en vert comme les plantes : la liste de ceux qu connaît est déjà longue et, ce qui est remarquable, c'est qu'ils appartienn à des groupes très différents. La *Convoluta Schultzii* est un ver du sous-o des Rhabdocœles ; l'*Hydra viridis* est un cœlentéré du sous-embranchem des Cnidaires; les Spongiaires sont représentés par *Spongilla viridis*.

Mais, c'est surtout chez les Protozoaires qu'on trouve le plus grand nom d'animaux colorés en vert ; il suffit de citer chez les Infusoires ciliés : *Param cium Bursaria*, *Ophrydium versatile*, *Stentor polymorphus*, *Coleps hirtus*, e sans parler de quelques Rhizopodes.

Si l'on veut se procurer quelques-uns de ces intéressants animaux, en v deux dont la récolte et la culture sont relativement très faciles :

Recueillons dans un marais des plantes aquatiques, des algues, des fragme de bois qui ont séjourné dans l'eau et disposons ces objets dans de gran cuvettes, dont la surface aura été recouverte extérieurement d'un enduit opaq la couleur blanche est préférable aux autres. Au bout d'un certain temps, verra sur les parois du vase des Hydres vertes en abondance : elles s'allong perpendiculairement à la surface, développent leurs tentacules, se rétrac brusquement pour s'étirer à nouveau un instant après.

Pour obtenir le *Paramœcium Bursaria*, il suffit de conserver dans des flacons s diverses algues, Spirogyres, Cladophores, etc., qui tapissent les bassins, les servoirs ; les Paramécies se développent en quantité considérable dans ces cons, formant légion du côté exposé à la lumière.

A quoi est due cette couleur verte des animaux ? Peut-on la comparer en tous ints à celle des plantes ? Voilà une question qui divise les naturalistes ; les s se prononcent pour l'affirmative, quelques-uns hésitent, plusieurs disent n ; examinons donc le problème de plus près.

Dans les plantes, la couleur verte est due à des portions différenciées de pro-plasma imprégnées de chlorophylle ; c'est ce qu'on appelle les chloroleucites ; y en a de toutes les formes ; la plupart sont discoïdes, quelques-uns sont oilés ; d'autres, comme dans les Spirogyres, ont la forme d'un ruban spiralé.

A un premier examen, la couleur verte des animaux semble avoir la même igine ; c'est bien de la chlorophylle et cette chlorophylle imprègne dans le otoplasma des corpuscules distincts, qui ressemblent aux chloroleucites glo-leux des plantes ; chez les plantes et chez les animaux, les corpuscules verts mutiplient par division.

Il est nécessaire de pousser plus loin nos investigations, car ces premières ssemblances sont de nature à nous tromper.

Avant de faire admettre que seuls les végétaux possèdent des chloroleucites, était nécessaire :

1° De montrer que, chez les animaux colorés en vert par la chlorophylle, les étendus chloroleucites sont, en réalité, des algues microscopiques, qui vivent symbiose dans le protoplasma de ces animaux ;

2° De montrer également que les organismes inférieurs, qui possèdent de chlorophylle et des chloroleucites, ont une nature végétale.

Le premier point a été résolu par la méthode des cultures et par l'histologie. Avec quelques auteurs, j'ai réussi à cultiver, en dehors de l'organisme imal, les prétendus chloroleucites qu'il renfermait : ce sont des algues micro-opiques voisines des *Chlorella* et qui sont désignées, à cause de leur habitat si rticulier, sous le nom de *Zoochlorelles*.

L'examen histologique est venu ensuite confirmer cette attribution, en ontrant que les corpuscules verts des animaux possèdent une membrane de llulose, un noyau et un chloroleucite.

Le second point présentait des difficultés plus grandes : il a exigé pour être solu une minutieuse étude du développement à tous les stades de la vie, chez Eugléniens, les Péridiniens, les Chlamydomonadinées, les Volvocinées, etc.,

rangés jusqu'ici par les zoologistes dans le règne animal : ces observations son
de nature à enlever tous les doutes sur la nature végétale de ces êtres.

On est donc autorisé à conclure que la chlorophylle appartient en propre au
végétaux ; ceux-ci, par le fait même de leur nutrition superficielle n'utilisan
que des liquides et des gaz, se trouvaient dans un état d'infériorité, vis-à-vis de
animaux ; l'apparition de la chlorophylle dans leur protoplasma a permis à ce
végétaux d'emprunter leur carbone à l'anhydride carbonique, par l'interme
diaire de la radiation solaire.

Les Zoochlorelles du Paramœcium bursaria.

Le Botaniste, 7e série, p. 161-191, avec figures dans le texte.

J'ai étudié successivement : 1° *La position de l'algue dans ses rapports avec la struc ture de l'Infusoire ; 2° l'organisation propre de chaque cellule verte ; 3° son mode de division ; 4° la place de cette algue dans la classification ; 5° les rapports réciproqu entre Zoochlorelles et leur hôte.*

Le *Paramœcium bursaria* possède des Zoochlorelles à la fois dans l'ectoplasme dans l'endoplasme ; on en trouve même qui sont engagées plus ou moins profondéme sous l'enveloppe, c'est-à-dire dans la paroi striée. On ne saurait d'ailleurs dans cet espèce faire une distinction nette entre les deux couches ; elles ont la même sensibi lité aux réactifs colorants et le cytoplasme présente en tous ses points la même struc ture homogène : l'ectoplasme est simplement plus dense ; les vacuoles y sont moin nombreuses, alors que dans l'entoplasme le suc nucléaire est renfermé dans de grand vacuoles ou dans des cavités plus ou moins irrégulières : c'est cette partie centrale q effectue le mouvement de cyclose si net qu'on observe dans cette espèce.

Les Zoochlorelles sont en nombre très variable dans chaque Paramécie ; on les vo quelquefois remplir presque complètement l'intérieur du corps : elles peuvent égal ment être moins nombreuses, et il arrive qu'elles disparaissent, laissant l'Infusoire tou à-fait incolore. Ces algues ne se trouvent ni dans les vacuoles, ni dans les espaces irr guliers remplis de suc nucléaire ; qu'elles soient situées dans la couche interne ou dan la couche externe, elles sont logées au milieu du cytoplasme et en contact direct ave lui. Ceci explique dans une certaine mesure pourquoi ces algues continuent à vivre à se développer à l'intérieur de l'Infusoire.

La digestion chez les Protozoaires s'effectue ordinairement dans des vacuoles dige tives qui se forment dans l'endoplasme ; contrairement à l'opinion de Butschli, je pen que les Zoochlorelles ne jouissent pas nécessairement d'une immunité particulière le permettant d'affronter impunément les sucs digestifs de l'hôte : elles réussissent échapper à cette action destructive en se cantonnant de préférence dans l'ectoplasm ou en évitant les vacuoles de l'endoplasme ; mais si, pour une cause ou pour une autr elles sont entraînées au milieu du suc cellulaire, elles subissent le sort commun d aliments : elles sont digérées.

En résumé, les spores des Zoochlorelles se forment exactement de la même façon que s zoopores d'un *Chlamydomonas* ; les divisions du pyrénoïde, du chloroleucite et du oyau s'y produisent dans le même ordre ; de plus, l'orientation de ces éléments pennt la division n'est pas différente de celle que j'ai constatée dans les espèces de *Chlaydomonas* qui ont une chambre antérieure cytoplasmique et un chromatophore en oche.

Le seul bénéfice retiré par l'algue de son association avec la cellule animale est un rofit qui ne concerne que des individualités définies et non l'espèce elle-même. Ces dividualités, en s'adaptant à leur nouveau milieu, ont gagné de n'être digérées que rtiellement ; c'est à titre d'aliments, en effet, qu'elles ont été introduites dans l'orgasme animal, et elles ont réussi à jouer ce rôle, tout en sauvegardant plus ou moins ngtemps leur vitalité : le milieu extérieur offrira toujours à l'espèce elle-même des nditions beaucoup plus avantageuses au point de vue de la sécurité et au point de ie de l'activité reproductrice.

Les bénéfices de l'association en ce qui concerne les animaux sont beaucoup moins roblématiques.

On peut constater d'abord avec Brandt que la plupart des animaux colorés en vert e mangent pas ou mangent très peu ; la *Convoluta Roscoffensis* se nourrit exclusiveent aux dépens des Zoochlorelles, selon Geddes et Haberlandt. Il existe bien quelques ceptions, comme celle qui nous est offerte par le *Paramœcium bursaria ;* mais elles infirment pas la règle générale.

La nutrition de l'animal aux dépens des Zoochlorelles est directe ou indirecte ; elle t directe, lorsque les algues sont digérées au même titre qu'un aliment ordinaire : la arrive fréquemment, comme en témoignent les observations de Beyerinck, de amintzin, de Le Dantec et les miennes.

On voit les Zoochlorelles changer de couleur : elles deviennent brunes, ou prennent ie teinte rougeâtre, et passent ensuite à l'état de résidus.

D'après Haberlandt, cette nutrition directe ne s'effectue pas dans la *Convoluta oscoffensis* sur l'algue tout entière : celle-ci détache des particules plasmatiques qui eviennent libres et sont, présume-t-on, digérées par l'animal : ces fragments comprenent, outre leur charpente cytoplasmique, des granules d'amidon ; cette observation ériterait d'être confirmée, à cause de son caractère vraiment singulier.

Le plus souvent, la nutrition est indirecte : dans ce cas, l'animal emprunte à l'algue s réserves amylacées provenant de la fonction chlorophyllienne : c'est l'avis de eddes, de Brandt ; ces substances passeraient par osmose dans le protoplasma.

J'ai émis autrefois une opinion qui complète la précédente ; elle s'appuie maintent sur des faits suffisamment probants pour mériter d'attirer l'attention. Dans *Ophrydium versatile,* on remarque une abondante production de gélatine : cette latine ne peut provenir directement du Protozoaire ; elle est fournie certainement r la fonction chlorophyllienne : l'algue abandonne cette substance dans le protoasma où elle vit, et cette sécrétion est utilisée par l'animal ; si cette sécrétion t trop abondante pour être employée en totalité à la nutrition de l'Infusoire, lui-ci s'en débarrasse dans le milieu extérieur. Cette sécrétion de gélatine n'est pas uteuse : elle se produit chez toutes les algues qui ont des affinités avec les Zoochlo-

relles ; la *Chorella vulgaris* ne fait pas exception ; dans les cultures effectuées dans l'eau pure, j'ai reconnu une abondante production de gélatine.

Ce sont là, pour l'animal, les bénéfices les plus nets qu'il retire de son association avec les Zoochlorelles : il peut sans doute encore utiliser l'oxygène dégagé par l'algue ; mais il l'emprunterait tout aussi bien généralement au milieu extérieur : ce n'est que dans le cas d'eaux fangeuses, insuffisamment aérées, que l'oxygène des Zoochlorelles peut devenir nécessaire à la vie de l'animal : encore, les expériences faites à ce sujet ne sont-elles pas jusqu'ici suffisamment concluantes.

SYMBIOSE.

On définit la symbiose, une association à bénéfice réciproque entre deux ou plusieurs êtres qui sont le plus souvent d'organisation très différente.

On connaît déjà un certain nombre de ces associations, formées par des êtres qui n'ont fréquemment entre eux qu'une parenté fort éloignée.

Tantôt c'est une algue qui vit à l'intérieur d'Infusoires et les colore en vert ; tantôt c'est un *Nostoc* qui s'introduit dans les feuilles d'*Azolla* et s'y développe abondamment. Ailleurs, on voit un champignon entourer les jeunes radicelles d'un feutrage et jouer le rôle des poils absorbants qui manquent ; d'autres fois une sorte de Bactérie (*Rhizobium leguminosarum*) vit dans les racines des Légumineuses, y développe la formation de nodosités, ce qui est en rapport avec la fixation d'azote par ces plantes. Enfin, l'un des exemples les plus remarquables de symbiose est fourni par les Lichens qui sont le résultat de l'association d'une algue et d'un champignon.

La symbiose des Lichens à donné lieu pendant très longtemps à une discussion très vive entre les partisans de l'autonomie des Lichens et ceux qui, à la suite de Schwendener, admettaient que les Lichens sont constitués par une algue et un champignon.

J'ai pris part l'un des derniers, à cette discussion, en fournissant à l'appui de l'idée de symbiose, la seule preuve qui manquait encore à la discussion.

Des observations histologiques portant sur un grand nombre d'espèces de Lichens ont montré que les gonidies des Lichens possédaient bien la structure des cellules d'algues et que leurs noyaux avaient les caractères de ceux des algues : la même démonstration était fournie pour les filaments incolores du thalle, dont la structure est différente et rappelle complètement celle des champignons ([1]).

([1]) P.-A. Dangeard, *Recherches sur la structure des Lichens* (*Le Botaniste*, série IV, p. 18).

Dans une autre Note, j'ai signalé la découverte d'un nouveau cas de symbiose narquable en ce que les deux organismes en présence sont proches parents.

Sur un nouveau cas remarquable de symbiose.

Le Botaniste, 4e série, p. 182-187.

)ans les cas de symbiose actuellement connus, les êtres en présence sont de nature s différente : il n'en est pas un seul qui se présente avec les caractères de celui qui être examiné ici.

l s'agit de deux champignons basidiomycètes appartenant à des genres voisins qui langent intimement leurs thalles et leurs fructifications.

Ces deux champignons appartiennent l'un aux Protobasidiomycètes, dans lesquels la side est cloisonnée, alors que le second est un Autobasidiomycète ; quoique appar-ant à deux groupes différents, ils sont néanmoins très voisins comme organisation comme parenté effective.

)ans l'association, le *Dacryomyces deliquescens* joue le rôle principal ; c'est lui qui re pour la plus grande part dans la constitution du thalle mixte ; c'est du moins ce avait lieu dans les échantillons que j'ai étudiés.

i l'on veut rechercher parmi les exemples connus ceux qui se rapprochent le plus celui-ci, il faut évidemment s'adresser aux Lichens, dans lesquels le champignon et gue contractent des relations aussi étroites que celles qui unissent nos deux cham-nons. Mais tandis que pour les Lichens on saisit le but et l'utilité d'une telle ociation, ici on ne peut en donner aucune explication actuellement.

)n définit assez généralement la symbiose, une association *à bénéfice réciproque* ; il ait peut-être bon d'étendre un peu cette définition et d'y faire rentrer l'association née par le *Dacryomyces deliquescens* et la *Trémellinée* sous le nom de symbiose *ifférente*. On en trouvera peut-être d'ailleurs d'autres exemples. Ici la distinction deux êtres associés était facile parce qu'ils ont des basides très différentes et carac-stiques ; mais supposons que l'association se produise entre deux champignons nt des basides semblables, et il sera beaucoup plus difficile de la reconnaître. intenant qu'il existe un point de repère, peut-être arrivera-t-on à trouver chez les mpignons un assez grand nombre d'associations semblables.

Observations de Biologie cellulaire.

Le Botaniste, 5e série, p. 289-313.

'étude de la biologie cellulaire attirera de plus en plus des adeptes : c'est le champ s où se livrent les controverses les plus intéressantes ; on y cherche une explication a vie ou du moins une compréhension meilleure des phénomènes qui la caracté-nt ; on veut y trouver la raison d'être des manifestations d'hérédité, d'atavisme, de iation ; malheureusement, lorsqu'on examine les nombreuses théories en présence,

on est frappé de leur peu de solidité : elles s'appuient sur des détails de structure ce lulaire encore mal connus, ou diversement interprétés, lorsqu'elles ne se contente pas de pures hypothèses.

J'ai cherché, en collaboration avec M. Armand à augmenter le fond commun d'o servations sur la cellule : c'est actuellement le meilleur moyen de préparer la voie des généralisations futures.

Les résultats les plus importants de ce travail se rapportent :

A. Aux modifications du noyau de la cellule hospitalière sous l'influence du chan pignon.

B. A la présence de deux sortes de noyaux dans la région de la racine envahie p le parasite.

C. Aux divers phénomènes qui se succèdent dans les cellules hospitalières et q permettent de mieux comprendre la symbiose dans les mycorhizes endotrophiques.

a. L'hypertrophie du noyau, les déformations ordinaires qui s'y produisent so l'action d'un parasite de nature végétale ou animale, ou qui résultent des conditio physiques anormales sont assez connues.

Mais ce qui est plus intéressant encore, ce sont ces aspects vraiment extraordinair qui rappellent tout-à-fait des Rhizopodes réticulés ; nous ne connaissons personnell ment qu'un exemple qui s'en rapproche, c'est celui des noyaux de l'endosperme *Zea Mays*. Les noyaux rencontrés dans cet endosperme par Köppen n'existent q dans les cellules renfermant de l'amidon.

Nous avons pu établir qu'elle est, dans les mycorhizes endotrophiques, la cause ces déformations ultimes : nous avons vu le noyau, prisonnier au centre du buiss mycélien, cherchant à se dégager, profitant des moindres intervalles restées libres, s' engageant pour gagner la surface, en prenant alors les formes les plus variées. Il y a deux choses distinctes à considérer : d'une part, les conditions réalisées par le cham gnon, d'autre part, la grande plasticité de la substance nucléaire et son aptitude a transformations ; le noyau n'agit pas autrement, dans la circonstance, qu'un anir renfermé dans une cage et qui essaye de profiter, pour en sortir, des ouvertures plus étroites.

b. Nous avons rencontré plusieurs fois, dans les cellules de la région envahie par parasite, deux sortes de noyaux ; les uns sont des noyaux ordinaires à structure ré culée ; les autres ont une substance nucléaire finement ponctuée, sans vacuoles ; ressemblent à cet égard aux noyaux de l'épiderme de *Hyacinthus orientalis*.

N'ayant aucune explication à fournir au sujet de ces deux espèces de noyaux, no n'avons pas à insister sur ce point : l'intérêt se trouve ailleurs.

Nous employons depuis plusieurs années dans notre Laboratoire une méthode double coloration qui semble n'avoir jamais été signalée jusqu'ici : elle donne, da beaucoup de cas, d'excellents résultats. La première coloration est obtenue au moy du picro-carmin de Weigert ou l'hématoxyline, la seconde est fournie par le bleu Löfler ; l'action de ce dernier ne doit durer que quelques secondes ; on lave rapi ment ensuite à l'alcool absolu.

C'est au moyen de cette double coloration que nous avons distingué les propriétés par

lières des deux espèces de noyaux de la racine d'orchidée; dans les mêmes prépara-ns, les uns conservent la couleur générale communiquée par le premier réactif, les tres prennent la teinte verte du second,

l semble que cette méthode est appelée à rendre quelques services au moment où n s'occupe de classer les noyaux en *érythrophiles* et *cyanophiles* ou encore en *baséo-iles* et *acidophiles*.

:. Pour essayer de comprendre les phénomènes de symbiose dans les mycorhizes dotrophiques, nous avons eu à nous occuper du parasite et de la cellule qui le ntient.

Le champignon n'était connu ni dans sa structure intime, ni dans la façon exacte nt il se désorganise pour former les pelotes intracellulaires ; ses cellules sont pluri-cléées ; les filaments s'hypertrophient dans la cellule hospitalière ; la mort survient; noyaux disparaissent ; le protoplasma des hyphes se transforme en une substance rte. homogène, jaunâtre qui prend part, ainsi que la membrane, à la gélification ale.

On peut comprendre, de la manière suivante, les divers états par lequels passe le ampignon, avec les changements corrélatifs qui se produisent dans la cellule.

1° Le champignon pénètre dans les cellules de la racine : il y trouve d'abord des nditions très favorables à son développement: il se nourrit du protoplasma de la cel-e hospitalière et peut-être aussi, dans une certaine mesure, de substances qui lui it transmises par le mycélium resté extérieur. La cellule ne souffre pas trop d'abord la présence du parasite; elle redouble d'activité, ce qui amène une hypertrophie de cavité et du noyau qu'elle renferme.

2° A ce travail exagéré, le protoplasma s'épuise; les sécrétions nucléaires, neu-lisées jusqu'ici par le protoplasma et le jeu régulier des fonctions vitales, agissent avorablement sur le champignon ; aussi, ce dernier, non seulement cesse de végéter, is il meurt rapidement et se désorganise.

3° Dans cette lutte, c'est le noyau de la cellule qui se trouve le moins éprouvé; sans ite, il s'est hypertrophié, fragmenté ; mais il a su se soustraire à l'étreinte des fila-nts mycéliens du parasite ; il reste vivant malgré les déformations qu'il a subies et 'est pas téméraire de penser qu'il peut encore utiliser la substance inerte fournie · la désorganisation du champignon.

La digestion des pelotons mycéliens intracellulaires se retrouve chez beaucoup Orchidées.

Voici comment s'exprimait à ce sujet Noël Bernard [1], dont les travaux remarquables ce groupe de plantes sont bien connus : « ce phénomène que je compare à la pha-cytose a été, je crois, correctement interprété pour la première fois par Dangeard et nand. »

---

[1] Noel Bernard, *Remarques sur l'immunité chez les plantes* (*Bulletin Institut Pasteur*, t. VII, du tirage à part).

Note sur les Mycorhizes endotrophiques.

Le Botaniste, 2e série, 1890-1891, p. 223.

Les champignons découverts dans le rhizome des *Tmesipteris* rappellent ceux qu'o trouve dans un certain nombre de plantes et en particulier à l'intérieur des racin chez les Orchidées : ce sont des mycorhizes pour employer le terme créé par Frank.

Selon que le champignon reste à l'état de gaîne superficielle, ou habite l'intérie des tissus, on distingue les mycorhizes en *m. exotrophiques* ou *m. endotrophique*; c'est à cette dernière catégorie qu'appartiennent ceux qui habitent le rhizome des *Tmesipteris*.

Il est rare de trouver des champignons habitant l'intérieur des rhizomes; tel est cas cependant des *Corallorhiza* et *Epigogum* ; la présence du champignon détermin à la surface du rhizome la production de poils absorbants qui ont été signalés p Irmisch et Reinke ; on a affaire à des mycorhizomes (Vuillemin).

Chez les *Tmesipteris*, les racines manquent et il ne saurait être question que de myc rhizomes ; le fait n'en est que plus intéressant.

Note
sur une Zoocécidie rencontrée chez un Ascomycète : *l'Ascobolus furfurace*

Société Botanique de France, t. 55, 1908.

En consultant l'excellent Ouvrage de M. Houard sur les Zoocécidies, on constate qu l'heure actuelle, on ne connaît presque rien de ces formations dans la classe des Cham pignons (1).

Je donne dans cette Note quelques détails sur une zoocécidie observée il y a 2 3 ans dans des cultures d'*Ascobolus furfuraceus.*

Lorsque l'espèce se développe normalement, on voit se former à l'origine du pér thèce un gros rameau qui s'allonge en se recourbant et en se cloisonnant: c'est l'a cogone. Bientôt, on voit apparaître sur le même filament qui porte l'ascogone un deux rameaux qui viennent s'appuyer sur celui-ci; ces rameaux sont de simples fil ments recouvrants qui se ramifient en entourant l'ascogone de plusieurs assises pseudo-parenchyme.

Il se forme ainsi de petits tubercules de couleur jaune, aux dépens desquels se dév loppent ensuite les périthèces ordinaires.

Dans les cultures sur du crottin de cheval non stérilisé, les anguillules se montre fréquemment en quantité considérable; ce sont ces anguillules qui pénètrent à l'int

---

(1) C. Houard, *Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du bassin de la Méditerranée*, t. Paris, Hermann, 1908, p. 17.

r des jeunes tubercules d'*Ascobolus* et y produisent les modifications que je
ıale.

a présence des anguillules à l'intérieur des nodules du Champignon se reconnaît à
ifférence de coloration. Tandis qu'à l'état normal, les tubercules ont une belle
leur jaune, ceux qui sont parasités sont incolores.

n examinant ces derniers, on constate que la place de l'ascogone est occupée par
cavité qui renferme un nombre variable d'anguillules; ces anguillules se meuvent
nilieu d'un tissu en désorganisation : le *Champignon a subi une véritable castra-*
.

ans les conditions ordinaires, l'article médian de l'ascogone fournit les hyphes
ɔgènes, c'est-à-dire le gamétophore avec ses asques : la paroi du périthèce, l'hypo-
cium et les paraphyses proviennent des cellules du tubercule.

ans les exemplaires parasités, la disparition de l'ascogone entraîne naturellement
sence de toute fructification.

es cellules du tubercule, ou du moins quelques-unes d'entre-elles, ne s'en déve-
pent pas moins en filaments qui s'entrecroisent comme s'il s'agissait de former un
ithèce ordinaire; mais aucune différenciation n'a lieu dans la masse de pseudo-
enchyme; le nodule primaire est simplement surmonté d'une colonne irrégulière
d'une grosse protubérance dans laquelle les hyphes ont un large diamètre et un
tenu incolore.

l'intérieur de cette masse de pseudo-parenchyme les anguillules se creusent des
eries; elles semblent avoir émigré d entre du nodule, au fur et à mesure que se
duisait cette nouvelle formation.

s'agit là d'une réelle adaptation : es tubercules ainsi parasités et déformés m'ont
u vivre aussi longtemps que les périthèces ordinaires.

n se trouve donc en présence d'une association entre un animal et un champignon,
ociation suivie d'une véritable castration de ce dernier; la symbiose touche ici de
s au parasitisme.

MÉROTOMIE ET NUCLÉOPHAGIE.

Dans une cellule, il existe un protoplasma et un noyau : ces deux éléments
ncourrent à la vie de cette cellule : on a cherché à déterminer les rôles
pectifs des deux éléments en présence.

Une première méthode consiste à séparer sur un organisme vivant uni-
lulaire un fragment sans noyau, dans le but d'observer les phénomènes
survie qu'il présente et de les comparer à ceux du fragment nucléé : cette
thode, la première en date, a été désignée par Balbiani sous le nom de
rotomie.

On est arrivé, dans ces dernières années, avec son aide, à mieux apprécier les
es respectifs du noyau et du protoplasma dans la cellule; ce résultat est dû
remarquables travaux de Balbiani, Verworn, Hofer, etc.

J'emprunte à un Mémoire de Balbiani les conclusions générales très imp[ortantes] tantes qu'il a formulées sur ce sujet.

1° Chez les Infusoires ciliés, qui peuvent être considérés comme un type [des] plus favorables pour l'étude physiologique des cellules, certaines foncti[ons] sont remplies par le protoplasma seul et d'autres concurremment par le pro[to]plasma et le noyau.

2° Les fonctions qui dépendent uniquement du protoplasma sont :

a. Les différentes formes de mouvement : mouvement ciliaire, mouvem[ent] d'ingestion et d'égestion des aliments (mouvements de la bouche et de l'anu[s]) les pulsations de la vésicule contractile, le mouvement de constriction du co[rps] au commencement de la division ;

b. La faculté d'orientation du corps pendant la progression.

3° Les fonctions qui sont exercées concurremment par le protoplasma et [le] noyau sont :

a. Les diverses sécrétions cellulaires : sécrétion de la cuticule, sécrétion [du] suc acide dans les vacuoles alimentaires et peut-être aussi des autres s[ucs] digestifs ;

b. La régénération ou reconstitution des organes et de la forme générale [du] corps ;

c. Les stades ultimes de la division.

Il n'y a pas d'antagonisme entre le protoplasma et le noyau : des rappo[rts] réciproques qui existent entre ces deux éléments de la cellule résulte [une] action harmonique qui maintient leur vitalité et assure l'intégrité de le[urs] fonctions.

On ne connaissait jusqu'ici que des cas de mérotomie produits par la m[ain] d'un expérimentateur exercé.

J'ai eu l'occasion d'en observer un exemple résultant du fait de l'action d['un] organisme inférieur, une Diatomée, sur un autre organisme unicellulair[e à] protoplasma nu sur un *Chrysomonas* : cette observation a donné lieu à quelq[ues] remarques intéressantes que j'ai résumées dans une Note dont on trouve[ra] l'analyse plus loin.

Dans la recherche des rôles respectifs du noyau et du protoplasma, conc[er]nant la vie de la cellule, j'ai fait connaître une seconde méthode à laquelle [j'ai] donné le non de *Nucléophagie*.

Cette méthode consiste à supprimer le noyau d'une cellule, en utilisant [les] parasites qui vont se loger dans l'élément nucléaire, le détruisent complètem[ent]

laissant intact le protoplasma : on évite ainsi le traumatisme violent résul-t de l'opération de la mérotomie.

'ai appliqué ce nouveau procédé tout d'abord aux Amibes et ensuite dans une onde Note à des Euglènes ; les résultats, comme on le verra par les analyses suivent, confirment les conclusions de Balbiani, obtenues avec la première thode : sur quelques points, elles les complètent.

Ces observations n'ont pas été sans attirer vivement l'attention des logistes.

Note sur un cas de mérotomie accidentelle produit par un Navicule.

Bulletin de la Société Botanique française, 1908, p. 641.

'ai observé un cas de mérotomie produit par une Navicule : l'organisme qui a été pé en deux par la Diatomée était le *Chrysomonas flavicans* Stein. Mon attention ait fixée sur une Navicule qui, dans son mouvement, était venue buter par son rémité près de l'extrémité antérieure du *Chysomonas;* dans ce mouvement, elle ara en deux tronçons le corps du *Chrysomonas*. La portion postérieure renfermant chromatophores et aussi certainement le noyau s'arrondit immédiatement à la suite l'opération; la partie d'avant, beaucoup plus petite portait le flagellum et se trouvait nplètement incolore.

e me proposai de suivre attentivement la destinée ultérieure de chacun des deux rceaux ainsi isolés, lorsque après 8 ou 10 secondes, alors que la Navicule avait ıchi l'obstacle qu'elle venait de sectionner, j'ai vu les deux fragments du *Chryso-nas* se rapprocher au contact et se souder; la cellule reprenait ensuite peu à peu sa me normale et sa vie indépendante.

Cette observation, dans sa simplicité, soulève plusieurs problèmes de nature très érente.

° On a souvent discuté sur le plus ou moins de consistance du protoplasma et sur résistance à une traction. Il semble bien évident dans le cas actuel, que le proto-sma du *Chrysomonas* est excessivement fluide; ses diverses particules n'ont entre es qu'une très faible cohésion, puisque le simple mouvement d'un végétal a pu la ruire.

° On ignore encore la nature du mouvement chez les Diatomées. Quelques auteurs supposé qu'elles progressaient grâce à une sécrétion gélatineuse qui se produirait arrière du corps. La chose semble bien douteuse : dans le cas actuel, pour que la vicule ait pu jouer le rôle d'un rasoir, il aurait fallu que cette sécrétion de la tomée prît immédiatement une consistance supérieure à celle du protoplasma de Chrysomonadinée.

° Le rapprochement des deux portions de protoplasma et la soudure complète qui ivi l'opération de la mérotomie, montrent la persistance d'une attraction entre moi-isolées d'une même cellule. Comment se fait-il que le même phénomène n'ait pas

lieu entre les cellules de cet organisme puisque leur protoplasma est nu? Il faut do qu'il y ait une sorte d'équilibre cellulaire dont les lois nous échappent. Si nous ar vions à les découvrir, nous aurions trouvé la raison d'être des phénomènes d'autophag des phénomènes d'union entre gamètes, en un mot la cause efficiente et primordi de la sexualité.

Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma.

Le Botaniste, 4e série, p. 199-249.

Les résultats de ce Mémoire ressortent suffisamment de l'ordre adopté dans l'expo tion des faits.

Première partie. — *Chapitre I.* — Description du nouveau genre *Nucleophaga*, viv à l'intérieur du noyau des amibes.

Chapitre II. — A. L'existence de ce parasite permet de faire table rase des diver théories émises au sujet de la reproduction sexuelle des Rhizopodes ([1]).

B. Elle simplifie l'étude du noyau dans ce groupe en faisant disparaître toutes anomalies qui concernaient soit sa structure, soit son mode de division.

C. La manière dont se comporte le parasite dans le noyau, permet la création d'u nouvelle méthode pour la recherche du rôle que jouent dans la cellule les divers é ments qui la composent; on pourra désormais se servir concurremment de la *mé tomie* (Balbiani) et de la *nucléophagie*.

D. Application de la connaissance des Nucléophages à l'étude des maladies et particulier des tumeurs et des carcinomes.

Deuxième partie. — *Chapitre I.* — Description du genre *Sphærita*.

A. Développement normal.

B. Divers stades d'attribution douteuse.

Chapitre II. — Description d'un nouveau parasite des Euglènes.

Je ne retiendrai ici que ce qui a trait à la *nucléophagie*.

Lorsque Le Dantec a voulu appliquer la mérotomie aux amibes, il s'est trouvé en fa d'une difficulté en apparence insoluble : les fragments énucléés d'amibe sont incapab d'ingérer aucun aliment solide; il est impossible d'amener des corps étrangers et particulier les grumeaux d'alizarine au sein du protoplasma; c'est ce qu'avait d remarqué Bruno Hofer. On est réduit à faire ingérer l'alizarine à l'amibe entière av la mérotomie : dans ces conditions, on constate que, dans la portion énucléée, la séc tion d'acide se produit dans les vacuoles comme dans la partie renfermant le noya ainsi que le fait remarquer Le Dantec, ce résultat est peu important, puisqu'il s'appli

---

([1]) Le Dantec, *Études biologiques comparatives sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau do* (*Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, t. XXVI, 1894, p. 87-88).

ulement aux premiers temps suivant la mérotomie. Les procédés d'étude de réaction traprotoplasmique sont en défaut dans le cas actuel, car il n'y a plus ingestion, chez fragment énucléé. Avec la nouvelle méthode de nucléophagie, cette difficulté existe plus ; l'amibe énucléée par le parasite continue non seulement à émettre des eudopodes, mais elle ingère avec la plus grande facilité les substances solides; est en me servant d'une culture d'Euglènes que j'ai pu m'en assurer.

Les amibes énucléées par le parasite, continuent à absorber pour leur nourriture les iglènes qui sont autour d'elles.

La pénétration des Nucléophages ne trouble pas un instant les fonctions de l'orgasme; la suppression du noyau se fait progressivement sans secousse; lorsqu'elle est tale, on se trouve en présence d'un individu réduit à son protoplasma.

On peut objecter à cette méthode qu'il est difficile d'apprécier sur des organismes vants le moment ou le noyau a complètement disparu; or, il résulte des expériences Balbiani que la plus minime portion de substance nucléaire suffit pour entretenir la e comme le fait le noyau tout entier. Cette objection peut être vraie en ce qui conrne les *Holospora* parasites du noyau des Ciliés; mais, quant aux Nucléophages, le ute n'est point permis; ces parasites absorbent intégralement la substance nucléaire. n peut s'en assurer facilement au moyen des réactifs ordinaires de la chromatine; il en reste plus aucune trace même longtemps avant la sporulation; les derniers vestiges noyau disparaissent pendant que s'opère la multiplication des noyaux à l'intérieur s germes endogènes; avec un peu d'habitude, rien n'est plus facile que de reconître ce moment sur les individus libres.

La méthode est donc susceptible d'une grande exactitude.

Le caryophysème des Eugléniens.

Le Botaniste, 8e série.

J'ai observé, dans le cours de mes recherches sur les Eugléniens, une épidémie qui est développée avec une grande intensité sur l'*Euglena deses*.

Dans cette maladie, le noyau subit une hypertrophie considérable; son volume atteint esque les $\frac{2}{3}$ du volume total de la cellule.

Ce n'est pas sans difficulté que j'ai réussi à déterminer la cause de cette altération; s individus attaqués perdent leurs chloroleucites; ils deviennent incolores; leur toplasme renferme de nombreux granules rougeâtres ayant l'aspect de résidus; la llule continue ses mouvements pendant plusieurs semaines, mais elle ne se divise us.

Le noyau de l'*Euglena deses* comprend une masse nucléaire, d'apparence homogène ongée en forme de biscuit; au centre, se trouve un nucléole unique ou fragmenté plusieurs corpuscules distincts: ce noyau occupe le centre de la cellule.

Au début de la maladie, le nucléole est remplacé peu à peu par une vacuole à ntérieur de laquelle on aperçoit des corpuscules dont il est à ce moment impossible préciser la nature; plus tard, la masse nucléaire devient réticulée; la chromatine reléguée à la surface en calottes minces, irrégulières. Le noyau augmente alors de

volume dans des proportions considérables; son intérieur est divisé en compartimen irréguliers par des trabécules de substance chromatique.

On arrive, avec de bonnes colorations, à voir que ces compartiments sont occup par une agglomération de corpuscules sphériques, serrés étroitement les uns cont les autres; le noyau est rempli par une zooglée qui n'est pas sans analogie avec l'*Asco-coccus Billrothi*.

J'ai proposé de désigner cette bactérie parasite du noyau des Eugléniens sous le no de *Caryococcus hypertrophicus*.

Ce parasite est intéressant à plusieurs points de vue :

1° On ne connaissait pas jusqu'ici d'exemple de bactéries vivant exclusivement l'intérieur du noyau cellulaire; peut-être rencontrera-t-on des cas analogues dans l cellules des organismes supérieurs, maintenant que l'attention est sollicitée de ce côt

2° Le nombre des parasites nucléaires connus à l'heure actuelle est excessiveme restreint. On a signalé un genre *Caryophagus* appartenant à la famille des Sporozoaire le genre *Holospora*, parasite du noyau et du nucléole des infusoires, a des affinit douteuses: elles tiennent, selon Hafkine, des levures et des Schizomycètes, ce q semble très problématique; le *Nucleophaga amœbæ*, qui vit à l'intérieur du noyau d amibes, a été décrit précédemment; c'est une chytridinée.

3° Nous avons maintenant à notre disposition un nouveau moyen d'étudier l'influen du noyau sur la vie de la cellule; après avoir montré que la *mérotomie* pouvait êt remplacée avantageusement par la *caryophagie*, j'apporte aujourd'hui à cette nouvel méthode un nouveau sujet d'observation. Constatons dès maintenant que l'envahi sement progressif du noyau par le parasite n'empêche ni *la vie de la cellule*, ni s *activité locomotrice; la nutrition holophytique cesse par destruction des chloroleucite mais la nutrition saprophytique continue;* pour qu'une Euglène attaquée vive plusieu semaines, et reste active pendant ce laps de temps, il est nécessaire que l'assimilati ne soit pas trop sensiblement ralentie; les grains de paramylon qui représentent u substance de réserve ne disparaissent pas complètement; jusqu'à la fin, on trou plusieurs gros bâtonnets de cette substance localisés à la partie postérieure de l'E glène; la cellule naturellement est devenue incapable de se diviser.

DIPLOZOÏDES ET DIPLOMONADIENS.

J'ai établi le premier, il y a quelques années, qu'il existait, parmi les orga nismes inférieurs, des êtres qui possèdent une organisation double, comparab à celle des frères siamois, avec cette différence, toutefois, qu'il s'agit d'un ét normal se transmettant à travers toutes les générations.

Le premier exemple rencontré est celui du *Trepomonas agilis* qui est un Fl gellé ; le second exemple a été fourni par l'*Arcella vulgaris*.

Depuis, cette organisation si curieuse a été retrouvée ainsi que je le faisa prévoir, dans les *Hexamitus* et les genres voisins.

L'organisation du *Trepomonas agilis* Dujardin.

Comptes rendus, t. CXXXVI.

Dans le cours de mes observations sur les Protozoaires et les Protophytes, j'ai eu occasion d'élucider la structure du *Trepomonas agilis* déjà étudié par un grand ombre d'auteurs, parmi lesquels il faut citer Stein, Butschli et Klebs.

Le *Trepomonas agilis*, contrairement à la description qui en a été donnée, ne répond s au schéma ordinaire des Flagellés; il est constitué par une cellule double; c'est le emier exemple dûment établi d'une telle organisation dans ce groupe; mais il est à évoir que cette particularité se retrouvera chez les *Distomatineæ*.

Contribution à l'étude des Diplozoaires.

Comptes reudus, t. CXXXVI.

J'établis dans cette Note que l'*Arcella vulgaris* est un Rhizopode à deux énergides omme le *Trepomonas agilis*: il est impossible d'ailleurs d'en douter lorsqu'on suit le ode de division.

L'*Arcella vulgaris* se multiplie par une sorte de bourgeonnement; une partie du toplasme sort par l'ouverture circulaire, s'arrondit et forme bientôt une cellule fille métrique de la cellule mère, avec des dimensions beaucoup plus faibles.

Lorsqu'un individu se dispose à la division, ses deux noyaux sont au stade de la ophase; à l'état de repos, ils sont constitués par une membrane nucléaire, un très os nucléole central et du nucléoplasme réticulé; à la prophase, le nucléole a perdu s limites, comme s'il se dissolvait peu à peu, et sa substance s'est accumulée aux les en deux calottes achromatiques hémisphériques; elles sont réunies par un fuseau hromatique à stries nombreuses; on distingue dans le plan équatorial des granula-ons chromatiques assez nombreuses qui représentent les chromosomes. L'existence s deux calottes polaires donne l'impression d'un stade tonnelet; cette apparence a ompé Gruber, qui n'a pas vu les chromosomes [1]. Lorsque la séparation de ceux-ci t effectuée, le noyau, qui avait conservé sa forme jusque-là, commence à s'allonger tonnelet, et bientôt les chromosomes cessent d'être visibles.

A ce moment, la cellule fille est déjà recouverte d'une membrane; elle reste en mmunication avec la cellule mère par un gros cordon de protoplasma : c'est dans ce rdon que s'engagent simultanément les extrémités polaires des deux fuseaux; ceux-ci t pris la forme d'haltères; la rupture se fait au milieu et les nouveaux noyaux se constituent.

Il résulte de cette description que les noyaux de l'*Arcella vulgaris* se comportent

---

[1] Gruber, *Ueber Kernvermehrung und Schwarmbild. bei Süsswasser Rhizopoden* (*Ber. d. nat. sells. zu Freiburg*, 1892).

comme ceux du *Trepomonas* et des Urédinées: les noyaux d'une même cellule appartiennent à deux lignées parallèles indépendantes. L'avenir nous dira si cette constitution si intéressante aura, comme chez les champignons basidiomycètes, sa répercussion sur le mode de reproduction sexuelle.

LES LOIS DU CLOISONNEMENT.

On considère avec raison les lois d'Hertwig et de Pflueger comme fondamentales ; je les rappelle brièvement.

Selon Hertwig, les deux pôles du fuseau nucléaire viennent se placer dans la direction de la plus grande masse de protoplasma, à peu près de la même manière que la position des pôles d'un aimant est influencée par les particules de fer qui l'environnent. D'après Pflueger, le fuseau nucléaire s'oriente dans le sens de la moindre résistance.

L'étude des Flagellés prouve : 1° que ces lois n'ont qu'un caractère secondaire ; 2° qu'elles sont le résultat de modifications introduites dans l'organisme cellulaire au cours de l'évolution.

Chez les Flagellés, en effet, la division est longitudinale ; cependant, très souvent le corps est cylindrique ; le fuseau nucléaire s'établit dans le sens de la plus petite largeur de la cellule et aussi dans le sens de la plus grande résistance, ce qui est contraire à la fois aux lois d'Hertwig et de Pflueger.

C'est que chez les Flagellés, ancêtres des Métaphytes et des Métazoaires, on se trouve en présence d'un cloisonnement primitif qui a pour but de séparer une cellule en deux moitiés symétriques et équivalentes ; ce résultat n'est atteint qu'autant que les divers groupements permanents de la cellule se divisent et portent leurs moitiés à droite et à gauche de l'axe ; de ces groupements et de leur mode de division, nous ne connaissons bien que celui qui est représenté par l'élément nucléaire ; c'est d'après la façon dont il se comporte qu'on peut essayer d'établir les lois primitives du cloisonnement.

La cellule du Flagellé est nettement polarisée, elle possède une extrémité antérieure et une extrémité postérieure ; l'axe cellulaire est l'axe qui passe par le milieu de ces deux extrémités ; si la cellule présente, en outre, une face ventrale et une face dorsale, il existe un plan cellulaire, passant par l'axe et parallèle aux deux faces.

Avec cette organisation, les lois primitives du cloisonnement peuvent être ainsi formulées :

1° L'axe nucléaire se place perpendiculairement à l'axe cellulaire ou au plan cellulaire, s'il en existe un ;

2° Le plan de division passe par l'axe ou le plan cellulaires; ceux-ci sont éterminés par la morphologie générale de la cellule et la position de ses éléents permanents.

Après avoir formulé ces lois primitives du cloisonnement, j'ai montré coment elles avaient été modifiées au cours de l'évolution et sous quelle influence.

Cet exemple est une nouvelle preuve de la nécessité de se reporter dans étude des fonctions à leur point de départ chez les organismes inférieurs.

Observations sur la théorie du cloisonnement.

Comptes rendus, t. CXXXVI.

Cette Note est destinée à montrer sur des exemples probants comment les lois rimitives du cloisonnement se sont trouvées modifiées au cours de l'évolution par pparition d'une membrane plus ou moins inextensible.

Chez l'*Euglenopsis vorax*, le corps offre une certaine résistance à l'extension en rgeur; aussi le fuseau nucléaire est-il tantôt perpendiculaire à l'axe, tantôt plus ou oins oblique; parfois même il se montre complètement parallèle à l'axe; malgré cette ernière disposition, la bipartition du corps reste longitudinale, grâce à une courbure ı fuseau à la fin de la division. Il s'agit ici d'une exception remarquable à une loi du oisonnement considérée comme générale, à savoir que la cloison est perpendiculaire l'axe nucléaire.

Nous entrevoyons chez l'*Euglenopsis vorax* la cause des différences d'orientation du iseau : une explication complète va être fournie par le genre *Trachelomonas*, qui ossède une coque épaisse faisant obstacle à tout élargissement du corps.

Le *Trachelomonas volvocina* a une forme sphérique: le fuseau nucléaire s'oriente ansversalement comme chez les autres Flagellés et la bipartition est longitudinale. ans le *Trachelomonas lagenella*, au contraire, le corps est allongé, cylindrique; le iseau nucléaire, d'abord transversal, ne peut subir son extension complète; il effectue ne rotation de 180° qui le rend parallèle à l'axe; la bipartition du corps est transversale.

En résumé, on est autorisé à conclure que les lois primitives du cloisonnement se ont trouvées modifiées par l'apparition d'une membrane ou d'une enveloppe inextenble: les lois d'Hertwig et de Pflueger ne sont que l'expression de cette modification ntervenue dans la structure cellulaire au cours du développement.

L'APPAREIL LOCOMOTEUR DES FLAGELLÉS ET DES ALGUES INFÉRIEURES.

En février 1899, j'ai signalé (¹) la présence chez les Chlamydomonadinées, à

(¹) P.-A. Dangeard, *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (*Le Botaniste*, 6e série, février 1899, 178-180).

l'endroit d'insertion des flagellums, d'un petit nodule chromatique qui pouva[it] être comparé aux blépharoplastes rencontrés dans la spermatogenèse des Ch[a]racées, Filicinées, Equisetacées, etc. ; de ce blépharoplaste partait un fil[et] chromatique qu'on pouvait suivre plus ou moins loin, dans la direction [du] noyau.

Les zoologistes avaient vu, de leur côté, des formations analogues dans l[es] spermatides des Sélaciens, de la Salamandre, du Rat, etc.

L'opinion au sujet de ces corpuscules était assez flottante : les uns voyaie[nt] dans les blépharoplastes de véritables centrosomes, alors que les autres les co[n]sidéraient comme des formations indépendantes de ces derniers éléments.

Dès le début, j'ai fait remarquer que rien n'autorisait à considérer le bléph[a]roplaste des Chlamydomonadinées comme un centrosome ; je donnais au co[n]traire les raisons qui militent contre cette assimilation.

En cette même année 1899, Plenge signalait une relation entre le noyau et [le] point d'insertion des flagellums, chez les zoospores de Mycétozoaires ([1]).

Un peu plus tard, en 1900 ([2]) et 1904 ([3]), j'ai indiqué d'une façon plus com[]plète les relations de l'appareil locomoteur avec le noyau chez le *Polyton[ia] uvella* ; du blépharoplaste part un mince filet chromatique ou *rhizoplaste* qui [va] se terminer sur la membrane nucléaire par un petit renflement ou *condyle*. Ce[tte] terminologie est employée maintenant par la plupart des protistologues, qui [ont] retrouvé ces mêmes relations entre le noyau et l'appareil locomoteur chez [un] grand nombre de Flagellés.

Je me suis servi de ce caractère pour essayer de rattacher les spermatozoïd[es] des Métazoaires, et aussi par conséquent les anthérozoïdes des plantes aux F[la]gellés leurs ancêtres.

Études sur la structure de la cellule et ses fonctions.

Le Botaniste, 8e série, p. 1-58.

La puissance d'un mot suffit parfois à déterminer un mouvement d'opinion et u[ne] direction nouvelle dans les recherches d'histoire naturelle ; sans le *plankton*, bea[u]coup d'observateurs auraient ignoré à tout jamais la variété des infiniment petits

---

([1]) Pflenge, *Ueber die Verbindung zwischen Geissel und Kern* (*Verh. d. nat.-med. Verein[s] Heidelberg N. F. G.*, Bd III, Heft 1899).

([2]) P.-A. Dangeard, *Étude comparative de la zoospore et du spermatozoïde* (*Le Botani[ste]*, 8e série, avril 1901).

([3]) P.-A. Dangeard, *Étude sur la structure de la cellule et ses fonctions* (*Le Botaniste*, 8e sé[rie], avril 1901).

ntérêt que présentent leurs mœurs et leurs habitudes ; il n'y a là cependant qu'un oblème très spécial ; une foule d'autres questions concernant l'organisation de la llule et ses fonctions ne seront définitivement résolues que par l'étude des orgasmes inférieurs ; les différenciations cellulaires ont, comme les individus, leur hisire dans l'évolution ; il en est de même des fonctions.

Ces considérations m'ont guidé à nouveau dans ce Mémoire.

Le genre *Polytoma* se trouve placé dans la classification à la base des Chlamydomoadinées ; il forme la transition entre les Flagellés et les Chlorophytes. Bien qu'il ne ossède pas de chloroleucite, il fabrique néanmoins de l'amidon dans son protoplasma ; reproduction, d'autre part, n'est plus une simple division longitudinale comme chez s Flagellés ordinaires ; elle se fait par sporulation ; enfin on voit apparaître, avec tte sporulation, une conjugaison de gamètes qui marque le début de la reproduction xuelle.

Ce genre est donc un de ceux qui président à l'établissement d'un nouvel état de oses et qui marquent une direction nouvelle en évolution ; à ce titre il sera souvent nsulté, et son étude ne saurait être faite d'une manière trop complète.

De cette étude, je ne retiendrai ici que ce qui a trait à l'appareil locomoteur : le ode de division du noyau dans les sporanges et dans les gamétanges sont des résuls qui sont maintenant classiques.

En étudiant la structure des zoospores, j'ai mis en évidence un filet chromatique rtant du blépharoplaste et allant fréquemment s'insérer sur un petit nodule placé à la rface de la membrane nucléaire : j'ai donné le nom de *rhizoplaste* au filet chromaue et le nom de *condyle* au nodule d'insertion.

Le développement des sporanges et celui des gamétanges a été suivi en détail ainsi e la formation des œufs.

Des considérations générales terminent cette monographie.

Comme le *Polytoma* est un ancêtre direct des Métazoaires et des Métaphytes, on ut prévoir que les spermatozoïdes présentent encore quelques traits de ressemnce avec les gamètes du Flagellé que nous étudions ; l'hétérogamie, en modifiant forme des gamètes isogames, a conservé au spermatozoïde son appareil locomoteur, celui-ci, *a priori*, devrait présenter des caractères primitifs : si ces caractères sont squés dans le spermatozoïde adulte, ils devraient tout au moins se retrouver au irs de la spermatogénèse.

Or, si l'on examine la constitution des spermatozoïdes telle qu'elle a été déterminée les travaux de Moore, de Suzuki, de Korff, on est tout d'abord frappé de la similile complète d'organisation entre l'appareil locomoteur de ces spermatozoïdes et celui *Polytoma* ; ainsi, le flagellum est inséré sur un nodule chromatique qui rappelle le pharoplaste ; ce dernier est rattaché au noyau par un filament chromatique compale au rhizoplaste, et enfin, au contact du noyau, se trouve un corpuscule chromaue (*endknob*) qui est l'analogue du condyle.

On ne saurait méconnaitre l'importance de ce résultat *qui semble être la conséquence turelle et prévue de la parenté des Métazoaires et des Flagellés.*

Malheureusement, s'il est incontestable que l'appareil locomoteur offre, dans les ix cas, une similitude parfaite, on est néanmoins obligé, si l'on s'en tient aux obserions actuelles sur la spermatogénèse, d'attribuer à ces formations une origine férente.

Note sur la structure du sporange chez le *Cystopus Tragopogonis*.

Le Botaniste, 7[e] série, p. 279-281.

Dans cette Note, j'appelle l'attention des histologistes sur une particularité de stru- ture observée à l'intérieur du sporange des *Cystopus*.

Chez les Salsifis, attaqués par ce parasite, on rencontre des conidies avec des noyau piriformes; il existe un petit pédicelle qui se termine à la surface de l'ectoplasme pa une sorte de bouton; ces noyaux ont un nucléole de moyenne grosseur qui est situé l'opposé du pédicelle : le nucléoplasme incolore montre parfois quelques granulation chromatiques; tous les noyaux d'une conidie sont ainsi rattachés à l'ectoplasme pa leur pédicelle.

Cette disposition m'a paru intéressante à signaler; il est évident que cette relatio des noyaux avec l'ectoplasme est trop générale pour être dépourvue de signification.

LA CHROMATINE EXTRANUCLÉAIRE.

La question de la *chromatine extranucléaire* a pris, dans ces dernières année une place considérable dans les préoccupations des histologistes et des proti lologistes.

La théorie des *chromidies* et du *réseau chromidial* a été développée en 190 par R. Hertwig dans un Mémoire qui, depuis, a servi de base à tous les travau et à toutes les discussions sur ce sujet (¹).

R. Hertwig désignait sous le nom de *chromidies* des corpuscules qui so disséminés dans le protoplasma de l'*Actinosphærium* et qui se colorent, sou l'influence des réactifs, comme la chromatine; ils tirent leur origine des noyau et dans certains cas on peut voir ceux-ci se transformer en chromidies.

Le nom de *réseau chromidial* était donné par R. Hertwig à un réseau chroma tique extranucléaire, qui existe chez les Arcelles et qui forme une sor d'anneau à la périphérie du corps. D'après ce savant, le réseau chromidi possède la propriété de fournir *directement de nouveaux noyaux* qui serviront la reproduction, alors que les deux anciens noyaux sont destinés à disparaît par dégénérescence.

Il est facile maintenant de saisir l'importance de ce fait pour le cas où il e été établi de manière irréfutable.

La question de la *génération spontanée* va s'ouvrir à nouveau, non plus, est vrai, à propos de la cellule elle-même ou de l'organisme protozoaire qu'el

(¹) R. Hertwig, *Die Protozoen...* (*Archiv. f. Protist.*, Band I, 1902).

nstitue, mais pour un élément de cette cellule, dont l'individualité se trouvait esque consacrée au même titre par l'adage bien connu, cher aux histolotes : *Omnis nucleus a nucleo.*

A l'heure actuelle, les disciples d'Hertwig ne semblent avoir aucun doute sur naissance de nouveaux noyaux aux dépens d'un réseau chromidial, chez un rtain nombre de Protozoaires, et ils ne cachent pas leur espoir d'appliquer s notions nouvelles aux éléments cellulaires des Métazoaires.

Hertwig a étendu ses observations à d'autres Monothalmes où il a rencontré alement un chromidium affectant des dispositions variables : ce réseau chrodial joue un rôle analogue à celui des Arcelles, en particulier dans les *Difflu- ı globosa* et *pyriformis* et aussi dans l'*Echinopyxis aculeata;* il fournit de tits noyaux secondaires, alors que le noyau primaire est encore « *nachveisen* ».

On a, d'autre part, les recherches de Schaudinn sur le *Polystomella* : dans ce nre, les chromidies se transforment en noyaux qui sont utilisés par chaque mète.

Des phénomènes analogues se passent lors de la reproduction dans le *Centroxis aculeata* et chez le *Chlamydophrys stercorea*; à un moment donné du dévepement, et en rapport avec la reproduction sexuelle, le noyau végétatif entre dégénérescence et le réseau chromidial ou les chromidies fournissent les yaux des gamètes.

Il semblerait même que le rôle des chromidies ne puisse faire aucun doute, a suite du travail de F.-W. Winter sur la structure et le développement du *neroplis*; d'après ce savant, la chromatine extranucléaire du *Peneroplis* a, nme chez le *Polystomella*, la valeur de gamétochromidies (1).

Le *Peneroplis* présente un dimorphisme semblable a celui des autres Foramiëres; il accompagne l'alternance de la génération asexuelle, représentée par agamontes donnant les agamètes et par les gamontes fournissant les mètes. Les individus agamontes renferment des noyaux sphériques ou allons qui semblent se multiplier par une sorte de *division multiple*; à la fin, protoplasma est rempli de particules chromatiques ou chromidies : « Sobald Agamet auskriecht und herumwandert, sind Stellen grosserer und geringer chte der fein verteilten Chromatinsubstanz deutlicher wir haben weider einen hr netzigstrahnigen Charakter vor uns (2). »

Les agamètes donnent en se développant des gamontes; les particules chro-

(1) F. Winter, *Zur Kenntnis d. Thalamophoren* (*Arch. f. Protist.*, Bd. X, 1907).
(2) F. Winter, *loc. cit.*, p. 101.

matiques très nombreuses, disséminées dans le cytoplasme, n'ont pas de forme déterminée; plus tard, un certain nombre d'entre elles se réunissent et forment, sans qu'on puisse suivre en détail le phénomène, un gros *macronucleus* ou noyau végétatif; il rappelle par sa structure les noyaux des agamontes; en dehors de lui, la chromatine sexuelle est répandue dans le protoplasma sous forme d'une multitude de particules chromatiques. Tandis que le *macronucleus* entre en dégénérescence, ces petites chromidies s'organisent en noyaux qui probablement se divisent par mitose, avant de donner le noyau ordinaire des gamètes.

Les mêmes phénomènes se rencontreraient avec quelques variantes chez les Amibes, d'après divers observateurs, en particulier Schaudinn.

Schaudinn a tiré de ces observations un certain nombre de conclusions.

Les noyaux ordinaires, appelés à mourir tôt ou tard par dégénérescence, sont des noyaux végétatifs comparables au *macronucleus* des Infusoires : les chromidies qui engendrent les noyaux sexuels correspondent au *micronucleus*; les organismes protozoaires auraient ainsi des noyaux de deux sortes, comme les Infusoires : les uns de nature purement végétative et comparables au *macronucleus*; les autres sous forme de chromidies ou des noyaux qui en dérivent contiendraient la chromatine sexuelle au même titre que le *micronucleus*.

On a fondé sur ces différences toute une théorie de la sexualité qui tient une grande place dans les Mémoires récents relatifs à la Protistologie.

J'ai montré qu'il y avait une exagération évidente dans le rôle attribué à la chromatine extranucléaire : la théorie de la génération spontanée des noyaux aussi bien que celle qui attribue à la cellule des Protozoaires, et par extension à celle des Métazoaires, un double noyau, ayant des fonctions différentes, ne reposent à l'heure actuelle sur aucun fait probant.

J'en ai donné la preuve en examinant les travaux qui se rapportent aux trois principales directions suivies en vue d'élucider ces problèmes.

1° La théorie de la génération spontanée des noyaux a vu le jour dans des études sur l'*Arcella vulgaris*. Or, il résulte de mes recherches que les noyaux des Arcelles se transmettent par mitose conjugée aux générations qui se succèdent; le chromidium rentre dans la catégorie des somatochromidies, sans aucun rôle dans les phénomènes sexuels, s'il en existe; toutes les erreurs qui se sont accumulées à propos de la reproduction des Arcelles ont été occasionnées par des faits de parasitime. *L'erreur qui consiste à faire naître des noyaux aux dépens du* CHROMIDIUM *des Arcelles est à rapprocher de celle qui consistait à attribuer autrefois la naissance des grenouilles au simple limon des marais.*

En ce qui concerne le chromatisme extranucléaire chez les Amibes, on doit faire les mêmes remarques.

Dans les nombreuses espèces d'Amibes que j'ai étudiées, les chromidies stent au moment de l'enkystement; ces chromidies se montrent tout au début la formation du kyste; elles sont plus ou moins nombreuses; elles forment, t des corpuscules compacts de chromatine, soit des sphérules granuleuses; chromidies sont disposées autour du noyau qui occupe le centre. Il est assez turel de supposer que la chromatine de ces chromidies est en relation avec ctivité nucléaire; mais si cette chromatine provient du noyau, elle n'en sort 'à l'état dissous, pour aller se déposer ensuite dans le cytoplasme. J'ai des utes sérieux sur l'exactitude des descriptions d'auteurs qui admettent que des romidies sortent du noyau à travers la membrane. Les chromidies des Amibes paraissent dans les kystes plus âgés et le cytoplasme devient achromatique; noyau lui-même, qui continue à occuper le centre du kyste, paraît beaucoup oins chromatique qu'auparavant.

Rien ne permet de croire qu'il existe chez les Amibes, ainsi que la chose à admise tout d'abord, une formation de noyaux aux dépens des chromidies; doit même éviter avec soin d'employer pour ces formations le nom de noyaux matiques; il s'agit simplement d'une substance qui circule dans la cellule et ut se déposer dans le cytoplasme, d'une façon transitoire ou permanente; en mparant des chromidies à des noyaux, on commet une erreur semblable à le qui consisterait à ranger les grains d'amidon dans la catégorie des chro-tophores.

Reste le cas des Foraminifères que je n'ai pas étudié : ces êtres ont une orga-ation très compliquée, leur étude présente des difficultés particulières; aussi it-on être très prudent dans l'appréciation des résultats annoncés, alors surtout e la théorie d'Hertwig a été reconnue fausse sur des êtres aussi faciles à idier que les Amibes et les Arcelles.

Il est à remarquer que chez les organismes dont le protoplasma renferme de mbreux noyaux, ceux-ci se divisent en même temps; ils passent simultané-nt par les mêmes stades : c'est un fait que j'ai signalé à plusieurs reprises, particulier chez les Vampyrelles. Or, rien ne ressemble plus à des chromi-s disséminées dans le protoplasma qu'un grand nombre de petits noyaux en tose simultanée. Le fait est frappant chez les Vampyrelles, mais il est encore is probant, comme point de comparaison avec les Foraminifères, si l'on se porte aux *Synchytrium*. Le sporange primaire des *Synchytrium* possède un s gros noyau; après un grand nombre de bipartitions, on arrive avec les oranges secondaires à des éléments nucléaires très petits; dans les dernières toses qui accompagnent la formation de ces sporanges secondaires, le proto-sma semble rempli de petits granules chromatiques sans individualité; il

ressemble tout à fait comme aspect au protoplasma du *Perenoplis*, avant la fo
mation des gamètes. Si le *Synchytrium* offrait les mêmes difficultés d'obs
vations que les Foraminifères, on aurait sûrement quelque doute sur la pare
des noyaux des zoospores avec le gros noyau du début.

La conclusion générale est qu'à l'heure actuelle et contrairement à l'a
des protistologues de l'école de R. Hertwig, l'individualité de l'élément nuc
aire n'est nullement menacée; il n'existe pas de *génération spontanée*
noyaux.

Le détail de mes recherches sur cette question se trouve dans mon Mémoir
Etudes sur le développement et la structure des organisme inférieurs, av
33 planches, mai 1910.

LE NOYAU ET SON MODE DE DIVISION.

Partisan de l'origine monophylétique des organismes vivants, j'ai pensé q
devait être possible de retracer l'histoire du noyau, comme on le fait pour la c
lule elle-même en suivant ses diverses transformations.

La *grosseur* du noyau chez les organismes inférieurs est, d'une manière gé
rale, en relation étroite avec le volume de la cellule ; les plus gros noyaux
été rencontrés chez l'*Arcella vulgaris*, le *Pelomyxa vorax*, le *Vacuolaria viresce*
etc. ; les plus petits ont été vus dans les formes dissociées de l'*Anthophysa ve*
tans, dans les *Spongomonas*, le *Scytomonas pusilla*, etc, ; le diamètre du no
a ainsi montré des différences qui s'étendent de 1 à 2 μ jusqu'à 30 μ et dav
tage. La *position* du noyau est, en général, la même pour les cellules d'une mê
espèce : théoriquement *le noyau occupe le centre de la cellule* ; la constatation
facile à faire pour les amibes et pour leurs kystes, lorsque ceux-ci sont uni
cléés.

Si la cellule est polarisée avec une extrémité antérieure et une extrémité p
térieure comme chez les Flagellés, on observe trois manières d'être différent
reliées entre elles par de nombreux intermédiaires :

1° Le noyau occupe sensiblement le milieu du corps, comme chez le *B*
caudatus, le *Vacuolaria virescens*, l'*Euglenopsis vorax*, etc.;

2° Il est situé au voisinage de la partie antérieure comme chez les *Monas*,
Anthophysa, les *Codosiga*, les *Codonocladium*, etc. ; on est porté à croire
cette situation du noyau à l'avant correspond ici à une répartition spéciale
protoplasma de la cellule : tout le protoplasma de la partie postérieure du co
correspond plus spécialement au trophoplasme de Strasburger ; c'est là que

uvent les vacuoles nourricières : c'est là également que s'accumule chez les mes dissociées d'*Anthophysa* le gros globule de leucosine.

Chez les *Monas*, le noyau n'est séparé de la surface du corps que par un faible ervalle ; chez le *Trepomonas agilis*, les deux noyaux forment une véritable rdure à la cellule, dans sa partie antérieure, constituant ainsi une exception s plus remarquables à la théorie.

3° Le noyau est assez rarement situé à la partie postérieure du corps : cette position existe cependant chez les Cryptomonadinées, où elle se rencontre ez le *Chilomonas Paramœcium* et les diverses espèces de *Cryptomonas*.

La *forme* du noyau est sphérique, sauf au moment des divisions ; mais sa bstance est assez malléable pour qu'il puisse présenter des déformations plus moins étendues, s'il est comprimé par des enclaves ; c'est ainsi que chez le *yptomonas ovata* j'ai trouvé des noyaux dont la surface se moulait exactement r celle des gros corpuscules qui remplissent certaines cellules et ressemblent u paramylon.

La *structure* du noyau, lorsqu'on l'envisage chez les divers genres d'organismes férieurs, semble présenter des différences assez grandes.

En réalité, on y distingue toujours une membrane nucléaire, du nucléoplasme un nucléole, plus rarement deux.

Le nucléoplasme se montre assez souvent avec une structure homogène et iromatique, comme chez beaucoup d'Amibes et de Monadinées ; mais il est n rare qu'au moment de la division, des granules chromatiques n'y apparais- ıt pas, précédant la différenciation des chromosomes.

Fréquemment aussi, le nucléoplasme est abondant ; sa substance renferme rs des granules chromatiques ou des filaments ; cette structure se voit parti- ièrement bien chez les *Arcella*, les *Chilomonas*, les *Peranema*, etc.

Le nucléole a une importance extrêmement variable : le plus souvent il est mpact ; cependant chez certaines amibes du groupe *limax*, sa structure est nulaire ; il est formé par un anneau chromatique limitant une partie centrale ins colorée. Le nucléole est réduit parfois à un corpuscule central très petit, nme chez les formes *Monas* de l'*Anthophysa vegetans* ; mais souvent la subs- ce nucléolaire est abondante et le nucléole forme une grosse sphère.

Il existe certainement une relation étroite entre la quantité de substance cléolaire renfermée à l'intérieur du noyau et les divers aspects que prend ce yau pendant la division.

J'ai distingué dans le *mode de division* du noyau un certain nombre de cas.

1° *La division du noyau se fait sans qu'à aucun moment il y ait apparence de omosomes ou de spirème* ; il s'agit alors d'*amitose* proprement dite.

Les exemples sont beaucoup moins nombreux qu'on ne le supposerait tou d'abord, et encore doit-on faire les plus expresses réserves sur leur significatio

J'ai rencontré un cas de ce genre dans l'*Amœba limax* variété δ, où le nucléo annulaire se sépare simplement en deux calottes qui s'éloignent l'une de l'autr sans que le nucléoplasme montre de chromosomes ; si l'absence de chromosom au stade de la plaque équatoriale se confirmait, on aurait une sorte d'amitos rappelant celle qui a été décrite par Schaudinn dans l'*Amœba crystalligera*.

J'ai fait les mêmes constatations pour deux Eugléniens, l'*Euglenopsis vora* et le *Scytomonas pusilla* : le schéma de la division est bien celui des autres Eugl niens : le nucléole s'allonge en prenant l'aspect d'une haltère, mais le nuclé plasme reste homogène et ne laisse pas voir les chromospires telles qu'ell existent chez les autres Eugléniens. On se trouve en face de deux hypothèses il est possible qu'on soit en présence d'une véritable amitose primitive laquelle dérive l'haplomitose des autres Eugléniens ; mais il n'est pas impossib également que ces noyaux possèdent un véritable spirème qui reste invisible cause de la petitesse des éléments nucléaires.

L'amitose, au sens propre du mot, est excessivement rare chez les organism inférieurs.

2° L'*haplomitose* est un mode de division nucléaire que j'ai fait connait dans des recherches sur les Eugléniens : *il est caractérisé par le fait que spirème ne donne pas naissance à des chromosomes, mais à de simples chrom pires ; le nucléole s'allonge et se sépare en deux parties qui entraînent chacune u moitié du spirème.*

3° Le nom de *téléomitose* doit être réservé à la division indirecte du noya quelle que soit la façon dont se comporte le nucléole ; *pour qu'il y ait téléon tose, il suffit qu'il existe au moment de la division des chromosomes à répartir en les deux noyaux frères.*

Mais on conçoit que cette téléomitose n'a pas montré du premier coup et pa tout des caractères identiques : le but à atteindre était une répartition exacte la chromatine entre les deux noyaux frères ; pour arriver à ce résultat, il y a des essais, des tâtonnements dont on retrouve encore la trace.

Si l'on met en parallèle le groupe des Eugléniens, avec son mode de divisi uniforme chez tous les genres et chez toutes les espèces, et le groupe des Amibe on est frappé de voir que chez ces dernières, qui se distinguent à peine les un des autres au point de vue morphologique, la division du noyau se fait suiva plusieurs modes différents.

Mais, en réfléchissant à cette apparente anomalie, on s'aperçoit qu'elle due à la position même qu'occupent les Amibes dans la systématique ; el

présentent un centre d'évolution duquel se sont détachés les Rhizopodes, les agellés et toutes les familles qui dérivent des Flagellés. Or les différences que on constate actuellement dans le mode de division nucléaire des Amibes est ns doute la reproduction fidèle des essais, des tâtonnements, des variations i se sont produits autrefois à la naissance de chaque série évolutive partant s Amibes.

La destinée de chacune de ces séries était liée sans doute de façon étroite à la rfection acquise par les phénomènes de karyokinèse.

D'autre part, nous ne voyons guère ailleurs d'explication plausible au fait que karyokinèse se passe d'une manière identique dans certaines Amibes et dans s cellules des organismes supérieurs.

Dans ces conditions, l'étude de la division du noyau chez les Amibes prend un téréêt très grand.

En dehors de la division directe qui devra être l'objet de nouvelles recherches, distingue chez les Amibes deux cas de téléomitose qui, en apparence du oins, semblent très différents.

a. Dans le premier, le nucléole prend une importance considérable par rap- rt au volume total du noyau ; ce mode se rencontre dans diverses formes du pe de l'*Amœba limax*.

Le nucléole se divise en deux moitiés qui forment les deux calottes polaires fuseau : des granulations chromatiques, représentant les chromosomes, se sposent en une plaque équatoriale très régulière.

L'ensemble du noyau qui à ce stade possède un contour elliptique s'allonge prend la forme d'une navette ; les chromosomes, après leur bipartition, de- ennent moins distincts, et un peu plus tard, on les trouve groupés de chaque té en un amas chromatique qui a un aspect claviforme au moment de la sépa- on définitive.

A l'anaphase, les noyaux en reconstitution possèdent donc une calotte polaire ovenant de l'ancien nucléole, un amas chromatique représentant la fusion des romosomes et un peu de nucléoplasme incolore.

Chaque noyau, à l'état de repos, montre à nouveau une membrane nucléaire, très gros nucléole qui est constitué pour une part d'une calotte polaire, à quelle paraît s'être ajoutée la chromatine des chromosomes.

Il est extrêmement difficile d'établir avec ce mode de division l'origine des romosomes, et dans le cas où il s'agirait de formations permanentes, leur état ns le noyau au stade de repos ; il semble qu'ils viennent du nucléole à la pro- ase et qu'ils y retournent à l'anaphase.

En réalité, on pourrait admettre, et je penche pour cette hypothèse, que

les chromosomes sont indépendants du nucléole et qu'ils se chargent d'un partie de la chromatine du nucléole au moment de la division, chromatine qu reprend ensuite sa place dans le nucléole.

Cette hypothèse a l'avantage de permettre un rapprochement avec la téléomi tose normale ; la différence consisterait simplement dans la persistance ici d l'individualité du nucléole et dans une répartition moins exacte de la chroma tine par les chromosomes.

b. La division nucléaire des *Bodo* ne diffère guère de la précédente; le nucléol se divise en deux corpuscules polaires ; mais la répartition de la chromatin sur les chromosomes est moins nette et sujette à des variations.

Cette chromatine apparaît à la prophase, dans le nucléoplasme, sous form d'un arc chromatique qui devient ensuite massif.

On observe alors deux manières d'être : ou bien cet amas chromatique s sépare simplement en deux masses d'aspect claviforme, ou bien il se différenci en plusieurs bâtonnets qui subissent une division transversale, avant d'accom pagner dans leur éloignement les corpuscules polaires.

L'aspect du noyau à l'anaphase est exactement semblable chez les *Bodo* celui du même stade chez l'*Amœba limax*.

Wahlkamp a d'ailleurs signalé ce fait intéressant que la division chez la form d'*Amœba limax* qu'il a étudiée présente deux manières d'être : la chromatin reste massive ou se différencie en bâtonnets analogues à ceux que j'ai trouv dans le genre *Bodo*.

D'après ces diverses observations, les Flagellés de la série des *Bodo* ont le point de contact, semble-t-il, avec les Amibes du type *limax*.

Les groupes en cul-de-sac, comme celui des Eugléniens, semblent se ra tacher par leur mode de division nucléaire à des Amibes ne possédant qu l'amitose, ou tout moins une karyokinèse très imparfaite, à caractère variabl comme celle de l'*Amœba limax* ou des *Bodo*.

C'est également au type de l'*Amœba limax* qu'il faut rattacher la karyokinè des Arcelles dont j'ai donné une description très complète.

Il est difficile de se prononcer actuellement sur l'importance en systématiqu des phénomènes nucléaires si intéressants que j'ai décrits dans le *Chilomon Paramœcium* ; il s'agit évidemment d'une *téléomitose* possédant des caractèr particuliers ; une conclusion serait prématurée en ce moment.

c. D'autres Amibes, comme l'*Amœba Gleichenii*, ont acquis la téléomito ordinaire. J'en ai donné une description complète en étudiant cette espèce.

Ici, la substance du nucléole disparaît complètement au cours de la mitos il existe un spirème qui se fragmente en un nombre fixe de chromosomes ;

iseau est normal, sans corpuscules polaires ni centrosomes ; le stade de la laque équatoriale est très net ; les chromosomes se séparent en deux groupes ui forment deux plaques chromatiques égales ; ces deux plaques, en s'éloinant, restent parallèles ; il en résulte un stade tonnelet caractéristique.

Les divers aspects de l'anaphase reproduisent en sens inverse ceux de la rophase, comme dans la mitose des organismes supérieurs ; les chromosomes unissent en un spirème qui devient indistinct dans le nucléoplasme, et la ibstance nucléolaire apparait pour donner le nouveau nucléole.

C'est ce même mode de division que j'ai étudié autrefois chez les Chlamydoonadinées et le *Polytoma uvella*.

Je l'ai retrouvé chez l'*Amœba Chattoni*, *Amœba paradoxa*, le *Cochliopodium limbosum*, les *Cercomonas*, les *Monas*, les *Anthophysa*, etc.

Il semble qu'on soit autorisé à penser qu'à côté de la série évolutive des lagellés, qui se rattachent, comme les *Bodo*, au type de l'*Amœba limax*, il en xiste une autre qui a son point de départ avec les Amibes du type *A. Gleichenii* ; ette dernière conduit, par les *Monas*, au *Polytoma uvella* et aux Chlamydomoadinées. De là, cette série se continue, avec le même mode de division, du ôté des Métaphytes et des Métazoaires.

On aurait ainsi un ensemble de faits concordants qui justifient la parenté des rganismes supérieurs avec les Flagellés analogues au *Polytoma uvella*.

Dans ma théorie de la sexualité, en effet, j'ai suivi, à partir de cette dernière spèce, l'évolution de la reproduction sexuelle et montré son importance dans développement des végétaux et des animaux.

Il y aurait une concordance qu'on pourra chercher à rendre plus précise, ntre l'existence d'une téléomitose normale et celle de la fécondation ordinaire.

En d'autres termes, la téléomitose, qui assure la répartition mathémathique e la chromatine des chromomères et des chromosomes aux nouveaux noyaux, urait été nécessaire à l'évolution normale de la sexualité.

Étude du noyau dans quelques groupes inférieurs de végétaux.

Le Botaniste, 1re série, 1889, p. 208-210.

Les observations contenues dans cette Note, signalent la présence de noyaux dans les ampyrellées, les Synchytriées, les Ancylistées ; elles témoignent que dès le début de es recherches je m'étais familiarisé avec les difficultés de la technique histologique.

Contribution à l'étude des organismes inférieurs.

Le Botaniste, 2e série, p. 33.

Les Vampyrelles sont des organismes tout à fait primitifs qui étaient placés dans le groupe des Monères.

On sait qu'Haeckel réunissait sous ce nom tous les organismes inférieurs constitués par du protoplasma sans noyau.

Je montre dans cette Note que les Vampyrelles possèdent des noyaux et j'indique leurs caractères.

Étude de la karyokinèse chez l'*Amœba hyalina* sp. nov.

Le Botaniste, 7e série, p. 49-82, avec planche.

Dans ce Mémoire, j'appelle l'attention, en décrivant la division du noyau chez l'*Amœba hyalina*, sur les différences nombreuses que présente la structure du noyau chez les Amibes : ces différences correspondent à un mode particulier de division ; ainsi on connaît à l'heure actuelle, la division directe par étirement et la division directe par cloisonnement; on sait également que la karyokinèse peut se faire suivant deux modes sensiblement différents. Ces essais, ces tâtonnements, qui ne se retrouvent nulle part ailleurs, indiquent que l'évolution s'est exercée ici de façon toute spéciale et que le groupe des Amibes est la souche d'où partent de nombreux rameaux. Il devient évident que le noyau a subi de bonne heure dans son mode de division une série de modifications et de perfectionnements étroitement liés aux progrès d'ordre morphologique et physiologique ; il était intéressant de montrer que cette évolution correspond dans ses grandes lignes aux principaux groupes primaires animaux et végétaux ; ce but a été poursuivi dans mes publications ultérieures.

Étude de la karyokinèse chez la *Vampyrella vorax*.

Le Botaniste, 7e série, p. 131-158, avec planche.

Dans ce Mémoire, j'arrive à établir le mode de division du noyau chez les Vampyrelles : il s'agit d'une karyokinèse présentant les caractères suivants :

1° Les *chromosomes prennent naissance dans le nucléole;* 2° *celui-ci fournit en outre le plancher chromatique de la plaque équatoriale;* 3° *le fuseau se forme aux dépens du nucléoplasme, qui reçoit à cet effet du nucléole une certaine quantité de chromatine;* 4° *il existe aux pôles du fuseau un corpuscule qui peut être assimilé à un centrosome.*

La part prise par le nucléole dans la constitution du fuseau ressort nettement de

iminution de volume qu'il subit ; le disque de la plaque équatoriale avec ses chromomes ne représente en effet qu'une fraction du volume total du nucléole.

Cette étude me permet de prendre parti au sujet de la cause qui provoque la division ucléaire.

Pour beaucoup d'auteurs, le *primum movens* de la segmentation est représenté par s sphères attractives ou archoplasmiques ; pour Carnoy et Lebrun (1), ce sont des orpuscules d'origine nucléaire.

L'étude du sporange des Vampyrelles est de nature à fournir quelques éclaircissements à cette question si controversée.

En plaçant à l'intérieur du noyau le *primum movens* de la karyokinèse, il est déjà fficile d'expliquer la division simultanée des deux noyaux dans un article d'Urénée (2) : cependant, on peut à la rigueur soutenir que ces noyaux étant du même âge ant placés dans des conditions identiques, doivent passer exactement par les mêmes ades. Lorsqu'il s'agit de quatre, huit ou seize noyaux, comme dans les gamétanges du *hlorogonium euchlorum* (3), la raison invoquée tout à l'heure subsiste encore, mais le devient moins satisfaisante ; elle perd sa valeur lorsqu'on envisage le sporange des ampyrelles.

Ici, les noyaux n'ont pas le *même âge* ; ils proviennent *d'individus différents*, puisque sont des plasmodes qui forment les sporanges ; ils sont parfois *très nombreux ;* ils nt *éloignés* les uns des autres. Comment expliquer la simultanéité de la division et la ncordance entre les divers stades de la prophase et de l'anaphase en plaçant le *priium movens* à l'intérieur de chaque noyau? Cela est impossible.

Ce n'est pas du noyau que doit partir le signal de la karyokinèse, contrairement à pinion de Carnoy ; mais ce n'est pas davantage des sphères attractives, ainsi que l'adettent Van Beneden, Boveri et un grand nombre d'autres savants ; car les objections i s'appliquaient tout à l'heure à un facteur d'origine nucléaire, ont tout autant de rce s'il s'agit d'*éléments figurés* de nature cytoplasmique, associés à chaque noyau : coordination ne peut être obtenue que par un agent unique qui réside dans le protoasma et agit à la fois dans toutes ses parties.

On se trouve ainsi conduit à penser que le *primum movens* de la karyokinèse dépend un *état particulier* du cytoplasme, d'une réaction s'effectuant dans sa masse, peutre d'une sécrétion ; la substance active est liquide ou gazeuse, elle agit au travers de membrane nucléaire et réveille l'énergie latente des divers éléments du noyau.

J'ai comparé les noyaux du sporange des Vampyrelles à des soldats faisant l'exercice us la direction d'un chef qui assure la régularité des mouvements : il transmet des dres qui sont exécutés avec précision. Dans la karyokinèse, le commandement vient cytoplasma.

---

1) J.-B. Carnoy et H. Lebrun, *La fécondation chez l'*Ascaris megalocephala (*La Cellule*, t. XIII, fascicule, p. 173-174).

2) Sappin-Trouffy, *Recherches histologiques sur les Urédinées* (*Le Botaniste*, 5e série).

3) P.-A. Dangeard, *Recherches sur les Chlamydomonadinées* (*Le Botaniste*, 6e série, p. 96).

Observations sur le développement du *Pandorina Morum*

Le Botaniste, 7[e] série, p. 192-208, 5 planches.

Les cellules d'une colonie de *Pandorina Morum* possèdent exactement la structu d'un *Chlamydomonas* ou d'un *Carteria* :

Le noyau comprend une membrane nuclaire, un nucléole et du nucléoplasme ; c dernier est chromatophile ou achromatique, selon les individus; il devient granule ou reste homogène, totalement ou en partie.

Kofoid, a indiqué comment la colonie cupuliforme formée de seize cellules rejoi ses bords au stade trente-deux ; il constate que l'orifice de la coupe est toujours sit du côté extérieur ; il en conclut que la *partie interne* des zoospores d'une colon sphérique provient de la *partie externe* de la cellule mère. Pendant la division, l noyaux continuent d'occuper une position voisine de l'extrémité interne des cellul (dans la nouvelle colonie) ; c'est seulement lorsque ces divisions sont terminées que l noyaux viennent prendre leur position ordinaire au centre de la cellule ; c'est peut-êt le résultat de la croissance du chromatophore.

Kofoid a pensé que la *partie postérieure des zoospores d'une nouvelle colonie pouv provenir de la partie antérieure de la cellule mère ;* il a été trompé par l apparences.

La Note donne la solution de quelques problèmes relatifs à l'organisation et au dév loppement des colonies; elle indique aussi la voie à suivre pour combler les lacun qui existent encore dans l'étude des autres genres de Volvocinées. Comme il a é possible de compter les chromosomes dans la karyokinèse, la détermination du mome où se produit la réduction chromatique n'est plus qu'une question de temps; o apprendra aussi probablement par l'étude de la division nucléaire pourquoi, dans ce tains genres, il existe une distinction en cellules somatiques et cellules reproductrice N'oublions pas que tout ce qui touche à ces Volvocinées peut prendre d'un moment l'autre une grande importance, les Chlamydomonadinées sont la souche des Chlor phytes; il est probable que ce sont des Volvocinées incolores qui ont donné naissan aux Métazoaires.

BACTÉRIACÉES VERTES ET SULFURAIRES.

En 1880, Van Tieghem décrivait deux espèces de Bactéries vertes : l'une dés gnée sous le nom de *Bacterium viride*, avait été rencontrée couvrant d'un min dépôt la concavité d'un chapeau de Polypore ; la seconde, appelée *Bacillus viren* se trouvait parmi des *Spirogyra*, au milieu d'une eau contenant des plantes.

Bien que Van Tieghem ait décrit la formation des spores endogènes dans c espèces, un doute est resté sur leur nature.

Ainsi E. de Wildeman est tenté de rapprocher ces deux Bactéries vertes

chococcus bacillaris qui est une Algue chlorophycée (1). Macé, de son côté écrit : Aucun caractère de culture n'a été donné pour ces deux espèces qui n'ont pas core été retrouvées par d'autres observateurs. La matière colorante verte n'a s été étudiée ; c'est sans aucune raison positive que beaucoup la considèrent mme la substance chlorophyllienne ».

J'ai publié deux Notes sur les Bactéries vertes : la dernière complétée par des servations inédites ne laisse aucun doute sur l'existence de Bactéries renferant de la chlorophylle : elles forment un passage direct aux Cyanophycées : es sont phototactiques et présentent à ce point de vue des propriétés remarables signalées au Chapitre traitant de la Physiologie générale.

Contribution à l'étude des Bactériacées vertes.

Le Botaniste, 2e série, 1890, p. 151-160, avec 1 planche.

Dans le cours de mes recherches sur les algues d'eau douce, j'ai eu l'occasion d'en ncontrer une dont les allures et le mode de sporulation fixèrent particulièrement mon ention ; elle s'était développée en formant un feutrage sur les parois des flacons de lture ; ses filaments étaient minces, flexibles et très longs ; bien qu'aucun chromatoore ne fût visible, la plante n'en offrait pas moins une teinte verte très appréciable ; tte algue formait des spores endogènes à la manière des Bactériacées.

Cette algue a été décrite sous le nom d'*Eubacillus multisporus* : j'ai réuni dans ce ême groupe des *Eubacillus*, cinq autres espèces décrites par L. Klein et qui, ayant s filaments végétatifs de couleur gris argenté, donnent des spores ayant une couir bleue verdâtre. Ce groupement est évidemment provisoire. Le fait pour les orgasmes d'avoir des spores colorées en vert, ainsi que Klein et moi l'avons observé, nstitue une exception tellement grande qu'on peut hésiter à placer définitivement s organismes parmi les Bactéries. La formation de spores endogènes éloigne par leurs ces espèces des familles connues d'Algues chlorophycées.

Ces Algues sont si rares qu'à l'heure actuelle aucun Mémoire nouveau n'a paru à leur jet. Quand on les retrouvera, il sera utile d'en faire l'histologie, afin de s'assurer si es ne correspondraient point à des Conjuguées primitives.

Note sur deux Bactériacées vertes.

Bull. Soc. Bot., t. LVI, 1909, p. 322.

Il s'agit de la découverte de deux espèces, l'une filamenteuse, la seconde formée par s bâtonnets.

---

(1) E. de Wildeman, *Sur l'*Ulothrix flaccida *Kutz. et le* Stichococcus bacillaris *Næg.* (*Société ale de Botanique de Belgique, Bulletin*, t. XXVII, 2e Partie).

L'espèce filamenteuse pourrait être rapprochée de celle qui a été décrite par V. Tieghem sous le nom de *Bacillus virens*; ce savant la considérait comme très commun et cependant personne ne l'a étudiée ni signalée, à notre connaissance, depuis sa d couverte en 1880. Suivant la description qui en a été donnée, les filaments sont tr étroits, d'un vert pur, tirant sur le jaune, ordinairement immobiles, mais parfois dou de mouvements, formés d'articles assez longs et ressemblant beaucoup pour la dime sion et la structure à un Bacille, par exemple le *Bacillus anthracis*. Je ferai ici u remarque : dans le *Bacillus anthracis*, le diamètre varie de 1 μ à 15 μ; les filaments notre Bacille vert ont sensiblement tous le même diamètre qui est de 1 μ. La coule est bien celle du *Bacillus virens*; la teinte verte est celle de la chlorophylle, avec pa fois une nuance plus jaune. Le pigment imprègne le protoplasma, car lorsque des ar cles du même filament sont éloignés l'un de l'autre, la membrane, dans l'espace q les sépare, se montre incolore. Il faut noter également que certains filaments poss dent en dehors de la membrane une gaine gélatineuse.

La seconde espèce est formée de bâtonnets associés de diverses manières; ils so très petits; au lieu d'être renflés à leur extrémité comme dans le *Bacillus chloror phis*, ils ont plutôt un contour elliptique. Si les dimensions de chaque élément varient guère, il en est tout autrement de la façon dont ils sont associés. On peut d tinguer les états suivants :

1° Les bâtonnets sont libres dans le liquide; malgré leur petitesse, on constate cepe dant que le pigment vert imprègne toute la cellule; ces bâtonnets sont excessiveme mobiles et sont sensibles à la lumière comme ceux du *Bacillus chlorinus* d'E gelmann.

2° Les cellules, en restant réunies bout à bout en chapelet, constituent des filame de longueur variable qui sont libres ou enchevêtrés les uns dans les autres; com les bâtonnets sont assez courts, l'aspect rappelle celui des Streptocoques. Ces filamen sont parfois mobiles.

3° Une autre forme que je considère comme caractéristique et qui m'a longtem intrigué est celle-ci. Les bâtonnets au nombre de 20 à 30 sont réunis en une colo régulière de la grosseur, de la forme et de la couleur d'un *Chlamydomonas*. Très fr quemment, la colonie est séparée en son milieu par une ligne incolore qui la fa paraître double. Ces formations sont incluses dans la gelée des Sulfuraires. Lorsque c colonies se trouvent libres dans le liquide, elles se meuvent à la façon d'une Volv cinée. J'ai douté longtemps de ce mouvement pensant que le déplacement était dû l'action des cils vibratiles d'Infusoires situés dans le voisinage; il a fallu se rendre l'évidence. La colonie tourne sur elle-même en progressant : elle s'arrête, repart, un moment dans une direction, revient et avance dans une autre. La rotation réguliè du corps pendant la marche est remarquable : il s'agit d'un mouvement rythmé comm celui d'une Volvocinée. J'ignore si des faits du même genre ont été signalés chez l Bactériacées; il y a là un stade du développement intéressant et qui ne saurait êt confondu avec les colonies ordinaires.

4° Les bâtonnets peuvent rester associés en formant un réseau à mailles assez rég lières. Je n'ai trouvé cette forme que deux ou trois fois.

5° Les cellules se développent en donnant des colonies de dimensions variables q forment un revêtement membraneux à la surface du support.

Note sur la structure d'une Bactériacée.

Bull. Soc. Bot., t. LVI, 1909.

'armi diverses Bactériacées sulfureuses cultivées dans mon laboratoire, se trouvait e espèce de grande taille, le *Chromatium Okenii*; j'ai profité de son abondance rela- pour essayer de vérifier les observations déjà nombreuses relatives à cette espèce trophanow, Butschli, etc.).

Ion but était seulement de me faire une opinion personnelle sur la structure des tériacées, ayant toujours été très perplexe lorsque j'ai eu à traiter ce sujet dans mon eignement.

hacun sait, en effet, combien il est difficile de prendre parti dans cette question, les opinions les plus contradictoires sont soutenues par des savants d'égale compé- ce.

'expose dans cette Note l'impression qui m'est restée de cette étude : je montrerai lement qu'on a négligé jusqu'ici un point de l'organisation des Bactériacées qui est rtant susceptible d'être pris en sérieuse considération tant dans la controverse rela- au noyau que dans la discussion des affinités.

e *Chromatium Okenii* a la forme d'un gros bâtonnet ; sa longueur atteint 15 μ envi- on ; dans les cultures, on le rencontre par groupes de huit ou dix individus qui sont voie de division ; on le trouve également nageant dans le liquide au moyen d'un long gellum inséré à l'avant du corps. Dans ce mouvement de propulsion, le corps tourne lui-même ; cette rotation, qui ressemble à celle qu'on observe chez beaucoup de gellés, est surtout très visible lorsque les individus sont arrêtés momentanément par obstacle ou ralentissent leur marche.

e *corps central* est bien délimité, sans qu'il soit d'ailleurs possible d'y déceler la sence d'une membrane ; le réseau qui limite les alvéoles se colorait en rouge tout me se colorait, dans les mêmes préparations, le spirème d'un noyau d'Euglénien ; st difficile ne ne pas comparer ces deux formations qui présentent une même valeur omatique dans les deux cas.

es mailles du réseau se montrent souvent sous l'aspect homogène ; mais, parfois si, elles se présentent avec une structure granuleuse, sans cesser pour cela de con- ver la même élection vis-à-vis de la safranine.

ors de la division, le corpuscule central s'étrangle en son milieu, sans présenter de difications particulières dans sa structure.

n résumé, si l'on admet avec Butschli, que le « corps central des Cyanophycées est uivalent d'un noyau », opinion qui gagne du terrain tous les jours, il est impossible refuser la même signification au *corps central* des *Chromatium : ce sont certaine- nt des formations cellulaires identiques.*

a présence d'un véritable rhizoplaste, mettant en rapport le flagellum et le corps tral, apporte un argument sérieux en faveur de la nature nucléaire de ce dernier.

CHAPITRE II.

LA SEXUALITÉ.

La découverte de la sexualité chez les Champignons supérieurs est sans dou celle qui restera attachée d'une manière plus spéciale à mes travaux : recherche préoccupait depuis longtemps les mycologues et tous les amis de science.

Tandis que la plupart des organismes supérieurs et inférieurs livraient su cessivement les secrets les plus intimes du gynécée aux investigations heureu de savants tels qu'Amici, Pringsheim, Thuret et Bornet, Cohn, Van Bened Hertwig, Boveri, Maupas, de Bary, Nawaschin, Guignard, le groupe des Cha pignons supérieurs résistait comme une forteresse inexpugnable aux effo répétés de plusieurs centaines d'observateurs.

L'histoire de cette lutte contre la nature qui se refuse à dévoiler ses mystè est instructive à plus d'un titre.

La genèse de cette découverte se trouve dans deux Notes publiées en colla ration avec notre préparateur d'alors, Sappin-Trouffy, sur l'histologie des U dinées (1); nous appelions l'attention sur ce fait que, dans cette famille, l cellules de valeur bien différente ont normalement deux noyaux ; on les retro non seulement dans les écidiospores, les urédospores, les téleutospores, d les cellules du pseudopéridium, dans les paraphyses, mais aussi dans beauc de myccéliums et de suçoirs : ces deux noyaux s'unissent en un seul dans cha article de la téleutospore, se comportant ainsi l'un comme noyau mâle, l'au comme noyau femelle. En résumé, disions-nous, les Urédinées présentent phénomène regardé jusqu'ici comme caractérisant la fécondation ; il est v semblable qu'elles suppléent ainsi à la reproduction sexuelle nettement ca térisée.

Tel est le germe qui semé, il y a 18 ans, s'est développé malgré tou les résistances.

Pendant que Sappin-Trouffy poursuivait, sous ma direction, l'étude des U

---

(1) P.-A. Dangeard et Sappin-Trouffy, *Recherches histologiques sur les Urédinées* (*Co rendus*, 30 janvier 1893); *Une pseudo-fécondation chez les Urédinées* (*Id.*, février 1893).

nées, je cherchais à me rendre compte de l'importance que pouvait avoir cette sion de noyaux dont nous venions de constater l'existence sous le nom de seudo-fécondation.

Mes observations se portèrent tout d'abord du côté des Ustilaginées à cause es affinités étroites que présente cette famille avec les Urédinées; au mois octobre 1893, j'étais en mesure d'affirmer l'existence d'une fusion nucléaire l'intérieur des jeunes spores d'*Ustilago*, de *Doassansia*, d'*Entyloma* (1), et entôt je publiais un Mémoire avec quatre planches contenant le résultat de es recherches (2).

On peut dire que, de tous les Champignons supérieurs, les Ustilaginées sont armi les plus rebelles à l'action des réactifs colorants; la petitesse des noyaux end leur étude particulièrement délicate; cependant j'avais réussi à montrer ue le noyau des Ustilaginées, malgré sa petite taille, est construit sur le même pe que celui de la plupart des Champignons étudiés à ce point de vue; il ossède membrane nucléaire, nucléole, hyaloplasme avec chromatine. Les phéomènes de fusion nucléaire étaient décrits en considérant chaque cellule priitive comme un oogone, renfermant un noyau mâle et un noyau femelle; dans et oogone, il se produit une oospore provenant de la fusion des deux noyaux et u protoplasma qui les accompagne : l'oospore, avec son noyau sexuel, va se omporter, à la germination, comme les zygospores des Conjuguées, comme œuf des *Chlamydomonas* en donnant naissance à un certain nombre d'emryons; lors de cette germination, le noyau sexuel subit ordinairement dans le romycèle trois bipartitions successives suivant le mode indirect; les huit oyaux qui en résultent passent dans les sporidies; parfois, comme dans les *rocystis*, ces sporidies uninucléées donnent naissance à des sporidies seconaires à deux noyaux, ce qui indique un retour à l'état végétatif proprement it; en ce qui concerne les anastomoses entre sporidies, si fréquentes chez le *illetia Caries* par exemple, il ne faut voir là qu'un phénomène purement végétif.

Dans la recherche des phénomènes sexuels chez les Urédinées et les Ustilanées, ma principale préoccupation avait été de chercher dans tout le développement le moment où se produit une fusion de noyaux : l'ayant trouvé et afin appuyer mes conclusions, j'avais dû considérer la nature de l'organe dans quel s'est opérée cette fusion et comparer ensuite cet organe avec les forma-

---

(1) P.-A. Dangeard, *La reproduction sexuelle des Ustilaginées* (*Comptes rendus*, 9 octobre 1893).
(2) P.-A. Dangeard, *Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons* (*Le Botaniste*, série).

tions sexuelles appartenant à d'autres groupes. « Prenons un œuf de *Chlamydo-monas*, disions-nous, nous voyons que le noyau de l'oospore ne donne pas directement celui de la nouvelle plante; il subit un nombre de bipartitions déterminé, qui, ici, donne naissance à quatre nouveaux noyaux qui sont ceux des nouvelles zoospores; dans un *Volvox*, le noyau fournira un nombre plus grand de bipartitions pour la nouvelle colonie: dans les *Closterium* et les *Cos-marium*, le nombre des bipartitions est également déterminé et, si nous appe-lons du nom général d'*embryon* la nouvelle plante provenant de la germination de l'œuf, nous constatons que pour arriver à ce stade le noyau de l'œuf subit toujours un nombre déterminé de divisions (1). »

Et j'ajoutais: « Ce raisonnement nous conduit à considérer dans les Ascomy-cètes *le noyau de l'asque comme un noyau sexuel provenant de la fusion d'un noyau mâle et d'un noyau femelle;* il subit, en effet, un nombre déterminé de divisions pour arriver à fournir le noyau du nouvel individu, de la spore, qui équivaut pour nous à l'embryon tel que nous l'avons défini précédem-ment (2). »

J'avais contre moi l'opinion de Schmitz et de Strasburger, qui n'avaient signalé qu'un noyau dans les asques jeunes; qu'allait-il advenir en passant du domaine des idées dans celui des faits? Tous ceux qui ont vécu la vie de labo-ratoire et se sont adonnés à des recherches de ce genre comprendront quelle importance j'attachais à la vérification de mon hypothèse; elle était d'un intérêt capital pour la solution du problème qui se posait; c'est avec une sorte de fièvre, il m'en souvient, que j'abordai l'étude de l'asque.

Les Champignons supérieurs comprennent les deux grands embranchements des Basidiomycètes et des Ascomycètes; dans le cas où mes prévisions se réa-liseraient, les Ascomycètes rentraient dans le schéma général.

L'époque était peu favorable; en l'absence de jeunes périthèces, je pris des Lichens qui se prêtent mal à une observation de ce genre: j'éprouvai des ins-tants de découragement: puis vint la découverte tant escomptée!

En mai 1894, je communiquais à l'Académie des sciences une Note sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes en choisissant comme exemple la for-mation de l'asque chez le *Peziza vesiculosa* (3). L'article à deux noyaux qui produit l'asque est disposé de telle façon qu'il semble provenir de deux fila-ments différents et c'est effectivement ce que j'avais cru d'abord ; dans le

(1) P.-A. Dangeard, *Loc. cit.*, p. 235.
(2) P.-A. Dangeard, *Loc. cit.*, p. 239.
(3) P.-A. Dangeard, *La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes* (*Comptes rendus*, 7 mai 1894).

moire paru un peu plus tard, sur ce même sujet, je donnais en détail le mode formation de l'asque tel qu'il est admis par tous aujourd'hui ([1]).

Dans ce Mémoire, je distinguais deux modes de formation de l'asque: dans *xoascus deformans*, chaque article du thalle possède deux noyaux nucléolés; ıx qui vont se cloisonner en ont quatre; au stade précédant la formation des ques, les articles ont encore deux noyaux; ils sont placés de telle sorte que r origine différente est manifeste: dans chaque cellule, les deux noyaux se ionnent en un seul et bientôt l'œuf qui résulte de cette union se développe un asque; ainsi, chez les Exoascées, le mycélium, dont les cloisons sont bord espacées, se fragmente en cellules à deux noyaux qui donnent naisıce aux asques.

Dans le second mode de formation de l'asque, cette origine différente des vaux copulateurs avait été établie nettement; ma description a servi de dèle à toutes celles qui ont été données depuis; un filament vient dans le oma ascifère et son extrémité incolore se recourbe en bec; à ce moment, on uve un noyau en division dans le filament: la partie recourbée s'allonge et nt s'accoler sur l'autre; elle peut même se porter à quelque distance à droite à gauche: un second noyau a subi une division dans le filament, de sorte il y a maintenant quatre noyaux. Deux de ces noyaux occupent la partie nbée qui s'isole par une cloison à la fois du filament et de son extrémité ourbée.

Pour la première fois, l'analogie étroite qui existe entre l'asque et le promycèle rouvait établie; ces deux organes ont la même origine et se comportent identiment pendant la division du noyau sexuel; c'est à leur intérieur que ce dernier it plusieurs bipartitions, en général trois. La seule différence, et elle est d'ordre ysiologique, consiste en ce que les embryons dans les Ascomycètes restent à térieur de l'asque, alors que chez les Urédinées et les Ustilaginées, ces embryons iennent externes par bourgeonnement ([2]).

Pour établir d'une façon indiscutable l'exactitude de mes observations chez Ustilaginées, j'avais donné une description complète des phénomènes copuurs dans l'*Entyloma* du *Glaucium* ([3]).

Il ne restait plus à étudier que le groupe des Basidiomycètes proprement s; à la vérité, on possédait déjà quelques renseignements sur le développent de la jeune baside; mais ils étaient plutôt de nature à égarer l'opinion.

([1]) P.-A. Dangeard, *La reproduction sexuelle des Ascomycètes* (*Le Botaniste*, 4e série, p. 21).
([2]) P.-A. Dangeard, *Loc. cit.*, p. 57.
([3]) P.-A. Dangeard, *La reproduction sexuelle de l'*Entyloma Glaucii (*Le Botaniste*, 4e série, p. 12).

Ainsi, Rosen avait supposé que le noyau de la baside provient de la fusion successive de six à huit petits noyaux venant des hyphes [1], et Wager admettait également que le noyau de la baside provient de la fusion d'un nombre d'éléments nucléaires supérieurs à deux [2].

On ne manquait pas naturellement d'opposer à notre théorie de la sexualité cette prétendue pluralité des noyaux copulateurs.

C'est dans ces conditions que je donne un *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* [3], où j'établis que partout le noyau de la baside ou de la probaside est le résultat de la fusion de deux noyaux seulement, comme chez les Urédinées, les Ustilaginées et les Ascomycètes; ces recherches s'étendent à un grand nombre d'exemples. La généralité des phénomènes de karyogamie ne pouvait plus être contestée; je montre qu'ils sont conformes aux caractères ordinaires de la fécondation en insistant principalement sur l'origine différente des noyaux copulateurs. Je distingue trois cas dans le mode de germination de l'œuf: 1° l'œuf germe par l'intermédiaire d'un promycèle ou d'un asque (Ustilaginées, Urédinées, Ascomycètes); 2° l'œuf se cloisonne (Protobasidiomycètes); 3° l'œuf fournit directement, sans se cloisonner, les sporidies (Basidiomycètes).

On peut dire, en complète justice, qu'à ce moment la découverte de la sexualité des Champignons supérieurs était faite; quiconque examinera les résultats qui viennent d'être rappelés brièvement, ne manquera pas d'être étonné des progrès réalisés en un court espace de temps, grâce à une orientation nouvelle.

Lorsqu'un pont vient d'être jeté sur une rivière ou sur un fleuve, on lui impose, à titre d'essai, une charge bien supérieure à celle qu'il devra supporter par la suite; c'est donc à sa période d'achèvement qu'on lui demande le maximum de résistance.

Il est arrivé quelque chose d'analogue pour ces recherches : à peine étaient-elles terminées qu'elles ont dû supporter, de tous les côtés à la fois, des critiques, dont les unes ne visaient que la partie théorique, alors que les autres mettaient en doute l'exactitude des faits.

Je ne puis songer à rappeler ici tous les détails de l'opposition que j'ai rencontrée; la liste serait longue de tous les travaux suscités par cette découverte

---

(1) Rosen, *Beitrag z. Kennt. d. Pflanz* (*Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, Bd. VI, 1892-1893).

(2) Wager, *On nuclear division in the Hymenomycetes* (*Annals of Botany*, VII, 1893, p. 4… — *On the presence of Centrosph., in Fungi* (*Id.*, VIII, 1894, p. 331).

(3) P.-A. Dangeard, *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* (*Le Botaniste*, 4e série, p. 119).

la sexualité et publiés en France, en Allemagne, en Angleterre, en Amérique; haque objection nouvelle, je répondais par de nouvelles preuves; ma dernière blication qui semble avoir mis fin aux controverses, est intitulée : *Recherches le développement du périthèce chez les Ascomycètes.*

On pourra consulter plus loin une analyse de ce Mémoire, due à M. le proseur Vuillemin de Nancy, dont le nom fait autorité en mycologie.

L'Académie des sciences me décerna en 1906, pour ces recherches, le grand x des Sciences physiques.

Les nombreuses observations des savants allemands sur l'*autogamie* chez les otozoaires, publiées dans ces dernières années, n'ont pas peu contribué à re accepter la signification des fusions désignées maintenant un peu partout us le nom de fusions dangeardiennes.

Une pseudo-fècondation chez les Urédinées.

Comptes rendus, 6 février 1893.

« Les premières observations ont été faites sur le *Puccinia Buxi*, dont les échantilns ont été récoltés au Jardin botanique de Caen. Les téleutospores ont deux cellules i renferment chacune deux noyaux; ces noyaux sont accolés ou séparés par un invalle plus ou moins grand; un peu plus tard, lorsque la membrane de la téleutospore cutinise, les deux noyaux se fusionnent dans chaque cellule en un gros noyau cenl qui correspond au *globule oléagineux* des auteurs. Avant la fusion, les noyaux ont structure ordinaire; après la fusion, le corpuscule nucléaire, devenu très gros (5 μ viron), se présente sous plusieurs aspects : vésiculeux avec des plages irrégulières chromatine, ou bien dense, très réfringent, homogène, parfois granuleux.

« Ces deux noyaux, que nous trouvons dans chaque cellule des téleutospores et qui comportent l'un comme noyau mâle, l'autre comme noyau femelle, peuvent égaleent effectuer leur pseudo-fécondation dans les écidiospores; ces dernières lorsqu'elles nt jeunes, possèdent deux noyaux; lorsqu'elles sont plus âgées, elles ne renferment is qu'un corpuscule nucléaire central, provenant de la fusion.

« En résumé, les Urédinées présentent un phénomène regardé jusqu'ici comme caetérisant la fécondation. Il est vraisemblable qu'elles suppléent ainsi à la reproduction xuelle nettement caractérisée. »

Cette Note publiée en collaboration avec Sappin-Trouffy est intéressante, parce qu'elle la première en date dans la découverte des phénomènes sexuels chez les Champions supérieurs. Il a été reconnu depuis que la fusion des noyaux des écidiospores était qu'apparente.

La reproduction sexuelle des Champignons.

Le Botaniste, 3ᵉ série, p. 221-281.

Le résultat le plus saillant de ce travail est, sans contredit, celui qui a trait à l reproduction sexuelle des Ustilaginées.

Reproduction sexuelle. — Le mycélium des Ustilaginées développe en des poi déterminés de courts rameaux qui se renflent en vésicules : ces vésicules possèd deux noyaux et elles ont la valeur d'oogones (*Entyloma, Doassansia*); leur protoplas est clair au début; un peu plus tard, ces oogones augmentent de volume, les de noyaux se fusionnent en un seul noyau sexuel ; le protoplasma se recouvre d'une me brane propre qui se divise en exospore et endospore. Il se constitue ainsi, à l'intéri de l'oogone, une spore qui est une oospore et se comportera comme telle à la gern nation ; à la maturité, l'oospore ne renferme qu'un seul noyau nucléolé central, qu ques trabécules de protoplasma granuleux et beaucoup d'huile ; quelquefois la ram cation des rameaux est très abondante et forme alors une masse sporifère compa (*Ustilago*) ; le contenu des oogones est plus dense, les membranes s'y gélifient ; deux noyaux, mâle et femelle, sont plus difficiles à apercevoir et à différencier ; m la gélification de la membrane de l'oogone est favorable à la vérification de la prod tion endogène des oospores (*Ustilago Tragopogoni*) ; les rameaux qui produisent oogones peuvent s'unir étroitement en petit glomérule (*Urocystis*), et alors il n'a été possible de mettre bien en évidence dans ce genre les deux noyaux de l'oogo mais les oospores ne renferment, comme partout ailleurs, qu'un seul noyau.

Il résulte de ces faits nouveaux la nécessité d'abandonner complètement la thé de de Bary sur le rôle sexuel des anastomoses qui se produisent entre les sporidi c'est avec raison que Brefeld et Van Tieghem n'y voient qu'un simple phénomène gétatif.

La reproduction sexuelle de l'*Entyloma Glaucii.*

Le Botaniste, 4ᵉ série, p. 12-17.

Dans l'étude histologique consacrée à la famille des Ustilaginées, j'ai établi le mo de reproduction sexuelle sur de nombreux exemples ; je reprends cette question portante et m'attache à bien indiquer tous les détails du phénomène en choisissant seule espèce.

Quand une idée nouvelle se fait jour dans la science, il n'est pas toujours facile d faire adopter : il est souvent nécessaire d'y revenir fréquemment, de la présenter s toutes ses faces, de l'étendre, de la développer : l'idée y gagne en précision, en cla et parfois en exactitude ; les preuves s'accumulent : elle finit par devenir indiscu C'est ce résultat que je cherche à atteindre.

Il est bien certain que le genre *Entyloma* fournit un des exemples les plus fav bles à l'étude de la reproduction sexuelle des Ustilaginées ; les oospores y sont isol

groupées en petit nombre, au lieu d'être réunies en masses compactes comme chez s *Ustilago :* il est donc beaucoup plus facile d'y suivre les débuts de leur formation et ırs relations avec les filaments mycéliens.

Cette formation et ces relations sont l'objet d'un examen minutieux et détaillé.

La reproduction sexuelle des Ascomycètes.

Le Botaniste, 4e série, p. 21-58.

Ce Mémoire renferme les détails de la découverte de la sexualité chez les Ascomy-tes : tous les travaux qui ont été publiés, depuis cette époque, par de nombreux his-ogistes, sur les Ascomycètes, ont confirmé le mode de formation de l'asque tel que l'ai décrit à cette époque.

On distingue deux types différents : l'un se rencontre dans les Exoascées, le second iste chez les *Peziza*, *Helvella*. *Morchella*, *Acetabula*, etc.

La Truffe : recherches sur son développement, sa structure, sa reproduction sexuelle.

Le Botaniste, 4e série, p. 63-87.

Cette étude, qui a pour objet le *Tuber melanospermum*, donne une vue d'ensemble nos connaissances sur la Truffe; elle renferme un certain nombre de résultats nou-ıux.

La reproduction sexuelle s'opère dans la Truffe comme chez les autres Ascomycètes · le concours d'oospores à deux noyaux; ces oospores, après fécondation, se déve-pent en asques; la Pézize fournit un excellent exemple de cette reproduction uelle chez les Discomycètes; la Truffe en constitue un également bon chez les risporiacées.

L'origine des spores et leur mode de formation est indiqué, ce qui permet de com-endre maintenant les raisons de leur inégalité numérique dans chaque conceptacle. Les spores, à maturité, renferment de nombreux éléments nucléaires qui proviennent bipartitions successives d'un seul noyau primitif: c'est la première fois que l'on ıstate dans le groupe entier des champignons, une pareille activité pendant la for-tion et l'accroissement de la spore.

Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes.

Le Botaniste, 4e série, p. 119-181.

Dans la recherche des phénomènes reproducteurs chez les Champignons basidiomy-es, on a suivi deux directions différentes. Beaucoup de mycologues pensaient que spores sont le résultat d'une fécondation, ils étaient dans le vrai; mais au moment ils effectuaient leurs observations, il leur était impossible d'en fournir la preuve:

de là, des idées erronnées sur la nature des cystides, sur la formation d'anthérozoïd au voisinage des basides.

Les autres, trompés par la théorie de de Bary sur la reproduction sexuelle des Asco-mycètes, pensaient que le carpophore tout entier est le résultat d'une fécondation; i recherchaient donc la reproduction sexuelle sur les premiers états mycéliens du Cham-pignon. Cette idée était assez naturelle et elle s'appuyait d'autre part sur des analogi avec l'appareil reproducteur des Muscinées et des Cryptogames vasculaires.

Ce Mémoire, dans lequel un grand nombre de genres et d'espèces appartenant a Basidiomycètes sont étudiés, établit l'existence générale d'une fusion de deux noyau à l'intérieur de la baside.

Ces faits, comparés à ceux qui ont été mis en évidence chez les Urédinées et les Us-laginées, autorisent une importante conclusion: à l'affirmation de Brefeld qui procla que l'absence de sexualité chez les Champignons supérieurs (Ustilaginées, Urédiné Ascomycètes, Basidiomycètes) est un fait acquis, indiscutable, on doit maintena répondre par une affirmation contraire:

Les Champignons supérieurs ont une sexualité qui ne diffère en rien dans ses tra essentiels de celle des autres plantes et des animaux.

Réponse à une Note de MM. G. Poirault et Raciborski.

Le Botaniste, 4e série, 1er août 1895.

Dans une Note à l'Académie des sciences (1), MM. G. Poirault et Raciborski étai arrivés aux conclusions suivantes :

« En résumé, 1° la karyokinèse des Urédinées est typiquement celle des plant supérieures; 2° le nombre des chromosomes paraît être constamment de *deux*, fait q n'a été rencontré que très exceptionnellement chez les cellules animales (*Asca megalocephala α univalens*) et jamais jusqu'ici chez les végétaux; 3° on n'observe aucu *division réductrice* lors de la formation des écidiospores, des spermaties et des télé-tospores; par conséquent, 4° en admettant même la fusion des noyaux de la téleuto-pore, on ne peut, sans être en contradiction avec les idées actuelles sur la fécondati interpréter cette fusion comme un phénomène sexuel; 5° les modifications de noy qui accompagnent la maturation des spores de conservation (téleutospores) des Uré-dinées, et qui sont facilement observables sur le *Trachyspora Alchemillæ*, correspo dent absolument à celles qu'on a signalées dans les graines de Phanérogames, à ce différence près que, dans les Urédinées, il y a deux noyaux. »

Ces conclusions ne peuvent être acceptées; elles reposent sur une erreur d'interp tation: ces auteurs ont *pris la division ordinaire, normale de deux noyaux voisins po la division d'un noyau unique.*

L'origine des noyaux sexuels étant maintenant connue, il y a lieu de croire que reproduction sexuelle chez les Urédinées ne peut plus donner lieu à aucune objecti sérieuse.

(1) G. Poirault et Raciborski, *Karyokinèse chez les Urédinées* (*Comptes rendus*, 15 juillet 189

nsidérations sur les phénomènes de reproduction chez les Phycomycètes.

Le Botaniste, 4e série, p. 249.

ette Note détermine la part de chacun des observateurs dans l'étude de cette stion.

lle signale l'intérêt de nouvelles recherches à effectuer sur la fécondation des corinées.

eux hypothèses également vraisemblables peuvent être faites au sujet de la fécon-on chez les Mucorinées.

° Dans la zygospore, tous les noyaux se détruisent sauf deux qui s'unissent en un l noyau sexuel, duquel proviennent à germination tous les noyaux du filament minatif.

° La zygospore peut être comparée à un oogone comme celui des *Saprolegnia* et des *ılya :* elle renferme un certain nombre d'unités à féconder, autrement dit un certain ıbre d'oosphères non individualisées : à chacune de ces oosphères correspondrait une on de deux noyaux sexuels : est-ce là l'explication des noyaux plus gros et des aux plus petits qui existent dans la zygospore? Cette dernière structure rendrait bien npte de la germination en nombreux tubes sporangifères fertiles comme dans le *rtierella Rostafinskii.* Dans l'un et l'autre cas, on rentre dans la loi générale.

es recherches récentes de l'auteur ont confirmé la seconde hypothèse.

La reproduction sexuelle dans le *Sphærotheca Castagnei.*

Le Botaniste, 5e série, juillet 1896.

hez les Ascomycètes, chaque asque se produit à la suite d'une fécondation préalable a lieu entre deux noyaux sexuels.

utre la fusion des deux noyaux de l'asque, Harper en signale une autre qui la précé-ait et qui s'effectuerait entre un noyau venant de l'anthéridie et le noyau de l'oo-e; on reviendrait ainsi aux anciennes idées de de Bary, et l'on serait conduit, en éralisant, à admettre qu'une fusion semblable précède la formation du périthèce chez s les Ascomycètes.

a question devait être reprise : l'examen d'un grand nombre de préparations montre reur d'Harper : il n'existe aucun indice d'une fusion de noyaux dans les organes sidérés comme oogone et anthéridie.

Vinge vient récemment (*Bull. Soc. Mycol. de France,* 1911) de confirmer l'exactitude cette observation d'intérêt capital.

es faits qui ont donné lieu à la Note préliminaire ci-dessus ont été décrits en détail, c de nombreux dessins à l'appui dans un Mémoire, paru le 1er juillet 1897 et ayant r titre : *Second Mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes* (*Le Bota-e,* 5e série, 10 juillet 1897).

La reproduction sexuelle des Champignons supérieurs.

Communication faite au Congrès international de Botanique de 1900.

Chacun peut se rendre un compte exact de l'état actuel de nos connaissances s ce sujet.

Si, au début, mes recherches ont été accueillies avec un certain scepticisme, comm il arrive souvent, lorsqu'il s'agit de découvertes de ce genre, on a bientôt reconnu q les faits annoncés étaient exacts; dès lors, la discussion ne pouvait porter que s l'interprétation.

Aujourd'hui, on se trouve en présence de deux opinions principales :

La première, celle que je défends, est celle-ci : *Les fusions nucléaires qui existe chez les Champignons supérieurs, réprésentent un acte sexuel bien caractérisé.*

La seconde opinion, celle de Wager, est formulée par son auteur de la mani suivante : *Les fusions nucléaires dont il s'agit ne sont pas morphologiquement sexuell elles constituent un acte physiologique équivalent.*

Or, il est indiscutable que la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs s présente dans des conditions analogues à celles de l'*Actinosphærium*, en ce qui co cerne *l'origine des gamètes* et la *parenté des noyaux sexuels.*

Les observations d'Hertwig sur l'*Actinosphærium*, quoique s'appliquant à un c particulier, n'ont soulevé aucune résistance de la part des zoologistes.

Il ne devrait pas en être autrement pour la reproduction sexuelle des Champign supérieurs qui se montre comme un phénomène d'ordre général.

La sexualité dans le genre *Monascus.*

Comptes rendus, t. CXXXVI

L'étude de trois genres de champignons, *Sphærotheca*, *Pyronema et Monascus*, a p mettre un instant en échec ma conception de la sexualité chez les Ascomycètes.

Dans un premier Mémoire, j'ai montré qu'il n'existe aucune communication en l'organe considéré comme anthéridie et l'ascogone du *Sphærotheca*; par suite, il ne produit aucune fusion nucléaire à ce stade, et la karyogamie qui a lieu à la formation l'asque n'est précédée d'aucune autre dans le développement.

Dans cette Note, j'arrive à une conclusion identique pour le genre *Monascus*. même preuve a été fournie, en ce qui concerne le *Pyronema confluens* : il ne reste ri des arguments invoqués à l'encontre d'une sexualité à l'origine de l'asque.

Sur le *Pyronema confluens.*

Le Botaniste, 9ᵉ série, p. 30-33.

Il est à peine besoin de rappeler que la découverte de grosses vésicules, de roset sur le mycelium du *Pyronema confluens*, est due aux frères Tulasne; ces organes

nné lieu à de nombreuses controverses qu'il serait trop long de rappeler. Dans un moire récent, Harper a cru trouver, dans la manière dont ils se comportent et leur ucture, des arguments contre ma théorie de la sexualité chez les champignons supéurs. Selon Harper, l'anthéridie et l'ascogone possèdent de nombreux noyaux; les ıx organes se mettent en communication par un long tube qui prolonge l'ascogone; trichogyne possède une cloison basilaire qui se forme avant la fusion anthéri-nne.

Iarper a pensé que cette cloison disparaît un moment pour laisser passage aux yaux de l'anthéridie et se reforme ensuite; ces noyaux, au nombre de deux cents viron, copuleraient par paires avec ceux de l'ascogone; seuls les noyaux du tricho-ne se détruiraient.

La cloison qui se trouve à la base du trichogyne est persistante comme chez les *nascus*; elle présente simplement en son centre une ponctuation analogue à celles i existent chez beaucoup de champignons.

l ne se produit aucun échange de noyaux entre l'anthéridie et l'ascogone; on peut ister à la dégénérescence sur place des éléments nucléaires de l'anthéridie et du chogyne : il résulte de là qu'aucune fusion nucléaire n'a lieu à ce stade du dévepement.

Les noyaux de l'ascogone seuls restent actifs; ils sont orientés à la surface de rgane; quelques-uns s'enfoncent vers le centre et là se divisent; le nombre de ces isions augmente rapidement; les noyaux provenant de ces divisions sont naturellent plus petits à leur reconstitution que ceux de la zone superficielle; bientôt cogone produit par bourgeonnement les filaments ascifères dans lesquels passent noyaux.

Ces résultats confirment d'une manière absolue ceux que j'ai obtenus dans l'étude *Monascus;* au lieu des fusions nucléaires annoncées, j'ai trouvé une dégénérescence des noyaux de l'anthéridie et du trichogyne.

Sur le genre *Ascodesmis.*

Comptes rendus, t. CXXXVII.

On sait qu'un certain nombre d'Ascomycètes possèdent à l'origine du périthèce des ments copulateurs qui ont été assimilés à des anthéridies et à des oogones, c'est-à-e à des gamétanges. Un intérêt spécial s'attachait au genre *Ascodesmis,* découvert M. Van Tieghem, parce que, jusqu'ici, on admettait que la formation du périthèce ésulte des dichotomies successives d'un filament mycélien unique.

'avais été frappé cependant par la ressemblance que présente ce filament avec celui produit les rosettes chez le *Pyronema* : cette analogie m'a conduit à la découverte rameaux accouplés par paires, semblables à ceux des *Gymnoascus :* leur nombre variable pour chaque périthèce; on en trouve de six à dix environ dans l'*Ascodesmis rricans.*

Chaque couple est constitué par deux rameaux enroulés l'un sur l'autre en spirale; début, ils ne présentent aucune différence bien sensible; un peu plus tard, l'asco-

gone se distingue facilement à son contenu plus riche en cytoplasme et à son diamè légèrement supérieur à celui de l'anthéridie.

On ne voit ordinairement que trois ou quatre noyaux dans l'anthéridie ; l'ascogo en renferme sept ou huit ; il n'en reste finalement que quatre ou cinq après sépa tion du trichogyne ; mais ces derniers ont augmenté de volume et ils possèdent gros nucléole ; ce sont les seuls qui, lors du bourgeonnement de l'ascogone, fourn sent, après une ou plusieurs bipartitions, les noyaux copulateurs des asques.

Les paraphyses proviennent de ramifications basilaires du filament initial ; e contiennent plusieurs noyaux.

Comment concilier l'existence de ces organes copulateurs chez les Ascomycètes a l'absence de fusions nucléaires dans l'oogone, alors qu'il s'en produit plus tard naissance des asques ?

L'explication rationnelle est celle-ci.

« Lorsque les Siphomycètes ont passé de la vie aquatique à la vie aérienne, le sporanges sont devenus des conidiophores de formes variées, isolés ou inclus dans conceptacles ; or les gamétanges ne sont que des sporanges à spores affaiblies ; il naturel qu'ils aient subi une différenciation analogue à celle des sporanges ; ils se transformés en gamétophores à gamètes extérieurs. Le gamétophore fertile, ou as gone, équivalent d'un conidiophore à spores affaiblies, donne naissance à des gam qui s'unissent par deux, grâce à l'absence de cloison. L'origine différente des noy copulateurs montre bien qu'il s'agit de la formation d'un œuf : le mode de germina est encore celui d'un œuf, puisque le produit en est un asque ou sporange, com chez les Péronosporées ; enfin, la réduction chromatique qui, selon mes observati intervient à ce moment, ne laisse aucun doute sur la nature sexuelle du phénom

Avec cette interprétation, qui paraît définitive, la sexualité des champignons su rieurs rentre dans le schéma général de la fécondation. »

Cette Note a une importance spéciale : elle indique pour la première fois la p bilité, réalisée depuis, de rattacher directement au moyen de nombreuses transiti la sexualité des champignons supérieurs à la reproduction sexuelle de leurs ancê les champignons inférieurs.

A propos d'une lettre du professeur Harper relative aux fusions nucléaires du *Pyronema Confluens.*

- *Le Botaniste*, 9e série, p. 46-51.

La discussion au sujet de la sexualité des Champignons supérieurs se prolong outre mesure, j'avais pris la détermination d'écrire au professeur Harper pour le de revoir ses préparations. Je lui faisais part de mes nouvelles et récentes recher sur les Erysiphées, qui confirment d'une manière absolue les anciennes observat sur le *Sphærotheca* ; je lui communiquais les résultats concordants obtenus ave *Pyronema* et les *Monascus* ; j'insistais tout particulièrement sur l'importance de témoignage, puisque toute une école s'est engagée à sa suite.

a réponse ne m'ayant pas donné satisfaction, j'ai exposé les raisons qui ne permet- pas de suivre Harper sur le terrain où il s'est placé.

armi les points controversés, il en était un dont la solution fournit immédiatement ef du difficile problème posé dans ces pages.

a cloison basilaire du trichogyne des *Pyronema se détruit-elle un instant en vue du age des noyaux mâles pour se reformer ensuite, ainsi que le veut Harper ? Ou , cette cloison est-elle persistante comme je l'affirme, après Kihlmann ?*

a cloison qui se trouve à la base du trichogyne est une paroi épaisse, exactement blable à celles qui séparent les divers articles d'un thalle : elle est perforée comme z beaucoup d'Ascomycètes ; ce pore central se retrouve avec les mêmes caractères s la cloison des articles qui supportent les rosettes ; au bout de quelque temps, ce e est recouvert par un bouchon d'une substance gélatineuse qui se colore par les rs réactifs nucléaires employés.

cette cloison se détruisait, elle ne pourrait être remplacée que par une *membrane igine et de structure très différentes.* En effet, du côté du trichogyne, le cytoplasme, moment de la prétendue migration des noyaux, n'existe plus qu'à l'état de *substance te ;* c'est donc au contact direct du protoplasma de l'organe que devrait se former ouvelle cloison.

r, la première cloison est située au fond d'une sorte d'entonnoir constitué par la ction du trichogyne à l'oogone ; la seconde devrait apparaître à l'ouverture même 'entonnoir, c'est-à-dire en continuation directe avec la membrane de l'oogone.

a destruction de la première cloison impliquerait un changement de position pour econde et aussi une modification de structure, la perforation n'ayant plus de raison re.

arper place ces deux cloisons au même niveau : la première, comme la seconde, inuerait directement la membrane de l'oogone (fig. 6, 10, 17, 18, 29 ; *Pl. XIV- XX*).

erreur est manifeste : on n'a qu'à se reporter à la figure 97 donnée par de Bary s son *Traité des champignons*, on verra que la cloison occupe, *le fond d'une sorte tonnoir* (A), *et cette disposition persiste jusqu'à la production des filaments asco- es* (C).

a preuve de la persistance de la cloison résulte : 1° *du fait qu'elle occupe toujours même situation relative par rapport à l'oogone et au trichogyne ;* 2° *de ce qu'elle erve la même structure.*

e premier point est acquis malgré les protestations d'Harper, puisqu'à mon témoi- ge s'ajoute celui de de Bary lui-même ; on notera simplement que l'ouverture de onnoir formé par la cloison s'élargit avec l'augmentation de volume de l'oogone. n ce qui concerne le second point, il est certain qu'une cloison de nouvelle forma- serait dépourvue de pore central. Or, j'ai rencontré maintes fois la *calotte gélati- e chromatique qui recouvre le pore de la cloison* à un moment où le contenu du ogyne et de l'anthéridie était complètement désorganisé. Si Kilhmann n'a pas çu ce bouton chromatique aux derniers stades du développement de l'oogone, c'est ce moment le cytoplasme du trichogyne est ordinairement transformé lui-même, ontact de la cloison, en une substance gélatineuse chromatique.

n résumé, *il est parfaitement établi que Kilhmann avait raison lorsqu'il reconnais-*

sait qu'aucune communication directe ne se produit entre le contenu de l'anthéridie celui de l'oogone; par suite, le mélange des noyaux dans l'oogone et leur fusion paires est impossible; tout l'échafaudage élevé par Harper s'écroule, au risq d'atteindre non seulement l'auteur, mais ceux qui avaient mis leur confiance dans solidité de l'œuvre.

La sexualité chez les Champignons.

Revue scientifique, 1905.

Analyse de M. le professeur Vuillemin.

Dangeard commence par rappeler les opinions des anciens sur la fécondation chez Champignons supérieurs. Les travaux sur la Caryogamie, dont il a été l'initiateur a Sappin-Trouffy, ont porté la question sur un nouveau terrain. Ils ont établi que, d toutes les familles de Champignons supérieurs (*Urédinées*, *Ustilaginées*, *Protobasi-mycètes* et *Basidiomycètes*, *Ascomycètes* divers), la formation de l'asque et de la bas est toujours précédée d'une fusion de deux noyaux. Cette fusion nucléaire est phy logiquement et morphologiquement équivalente à l'acte sexuel et donne naissan des embryons multiples à l'intérieur de l'œuf ou sur les bourgeons qui en procèden

Les gamètes des Champignons supérieurs se distinguent des gamètes ordinaires ce que les noyaux qui se conjuguent sont contenus dans une même enveloppe cellula Il n'en constituent pas moins deux énergides distinctes et même de parenté éloig plus éloignée même que celle des cellules qui se conjuguent chez les *Basidiobolu* chez certaines Algues isogames.

La sexualité, pour Dangeard, consiste donc dans la caryogamie de deux énergide parenté assez éloignée, indépendamment de toute différenciation sexuelle. L'acte se est suivi d'une réduction chromatique, rendue obligatoire par la nécessité, pour les maux et les végétaux, de ne pas doubler indéfiniment le nombre des chromosome leur noyau à chaque génération sexuelle.

Par analogie avec ce qui se passe chez les *Phycomycètes*, on pouvait s'attend rencontrer les organes sexuels des Champignons supérieurs dans les gamétan Dangeard admet, avec de Bary, que les ascogones, carpogones, pollinodes sont eff vement, homologues des gamétanges des *Péronosporées*; mais ils ne sont plus fonct nels. Dangeard impute à des erreurs d'observation les phénomènes de caryoga signalés par Harper à cette période.

Pour expliquer la régression des organes sexuels primitifs et le transfert de la se lité aux cellules dérivées de la ramification de l'un des gamétanges préalablen anastomosé avec l'autre ou demeuré indépendant, ou même dépourvu de t différenciation, l'auteur invoque une adaptation progressive à la vie aérienne su dant à la vie aquatique. Il établit à cet égard un parallèle entre l'évolution gamétophyte et celle du sporophyte.

Chez les Champignons supérieurs, les sporanges sont remplacés sur le sporop par des conidiophores. On a déjà cité des exemples de ces transformations au sein groupe naturel où les formes à spores externes se relient par une gradation insens aux formes endosporées. Dangeard admet la même gradation entre les *Mortierel*

Oedocephalum, entre les *Sterigmatocystis* et les *Penicillium* qui seraient des *Sterig-atocystis* dont l'ampoule a disparue.

Malgré ces transformations, il ne viendrait à l'idée de personne de contester que cette production par conidiophores corresponde à la reproduction asexuelle par sporanges, e ceux-ci aient laissé des traces ou qu'ils aient totalement avorté.

Nous ne pouvons pas davantage refuser le nom de gamétophyte au thalle qui porte gamétophores, soit que les gamétanges aient laissé des traces, comme chez plusieurs comycètes, soit qu'ils aient totalement disparu, comme la chose semble s'être produite ur tous les Basidiomycètes.

C'est ainsi que, d'après Dangeard, la découverte de la sexualité chez les Champignons périeurs se double d'une autre découverte qui la complète et l'explique, celle de la ylogénie même de cette reproduction sexuelle.

Paul Vuillemin.

Bot. Centr., n° 102, t. II, 1906, p. 378.

Les ancêtres des Champignons supérieurs.

Le Botaniste, 9ᵉ série, 3ᵉ-6ᵉ fascicule, p. 158-303, pl. I-XVIII.

Analyse de M. le professeur Vuillemin.

Ce Mémoire forme la seconde partie des recherches sur le développement du périthèce ez les *Ascomycètes* dont nous avons résumé la première partie (*Bot. Centr.*, t. XCIX, 63). Il comprend une introduction et six Chapitres. Les Chapitres I-V sont consacrés a description détaillée de quelques espèces, soit nouvelles, soit insuffisamment nnues. L'observation rigoureuse des plus fins détails de structure donne à cette partie lytique une grande précision. Mais Dangeard ne se propose pas seulement de mettre lumière des faits inédits; ses visées sont plus hautes et l'on sent à chaque pas sa occupation d'édifier une théorie nouvelle de la phylogénie des Champignons. Aussi ons-nous d'abord exposer les conceptions générales développées dans l'introduction et s le Chapitre VI intitulé : *L'évolution de la sexualité chez les Champignons inférieurs*.

Dangeard veut que les Champignons constituent un groupe naturel, monophylétique, nt la dignité ne cède en rien à celle des familles les plus homogènes. Il est convaincu ils forment une série continue, depuis les premières *Chytridiacées* qui ne se dis-guent des Protozoaires que par l'incapacité d'englober des corps figurés jusqu'aux s compliqués des *Ascomycètes* et des *Basidiomycètes*. Il s'élève contre les théories les considèrent comme des algues modifiées. Les Champignons ne sont subordonnés ucun groupe végétal; l'absence de chlorophylle indique l'antiquité de leur lignée, t les origines sont antérieures à la première apparition du pigment assimilateur.

L'état incolore est un stade primitif chez les organismes inférieurs; le saprophytisme e parasitisme, loin d'amener chez eux une dégradation de structure, formaient les ditions naturelles et indispensables de leur développement. Les Champignons ont lué parallèlement aux *Chlorophytes* sans que jamais la ligne de démarcation s'efface. disparition de la chlorophylle est un accident fréquent chez les plantes supérieures; s Dangeard n'admet pas de phénomènes régressifs chez les êtres inférieurs qui ne

se modifient que pour compliquer leur forme et l'élever dans la série. En raiso-
nant ainsi, on trouvera tout naturel que la chlorophylle ait apparu maintes fois et d'u
façon indépendante au début de l'évolution ; mais elle ne disparaît jamais. Dangea
ne verrait pas d'inconvénient à considérer les Algues comme un groupe polyphylétiq
dont certains rameaux proviendraient peut-être des Champignons.

Mais les ressemblances entre Algues et Champignons ont été exagérées. « On po
dire que l'étude des sporanges des Siphomycètes montre chez tous ces organes u
ressemblance presque complète que la doctrine polyphylétique essaierait en va
d'expliquer ; cette doctrine exigerait au contraire une diversité dans la forme d
sporanges qui rappellerait les différences que nous trouvons chez les *Chlorophycé*
c'est là, selon nous, une objection capitale. »

Le sporange est, pour Dangeard, la pierre de touche des affinités, parce qu'il rep
sente à ses yeux l'organe ancestral antérieur à l'apparition des organes sexuels com
à celle de la chlorophylle.

Les Algues comme les Champignons ont reçu en héritage des *Flagellés* un sporan
et des spores. La sexualité s'est introduite, indépendamment chez les uns et chez
autres pour suppléer à l'insuffisance de la nutrition. Les zoospores affaiblies, in
pables de vivre isolément recourent au procédé, qui tient lieu de nutrition chez
organismes primordiaux. Suivant ce procédé, désigné antérieurement (1898) sous
nom d'*autophagie primitive* « deux individus se mangent réciproquement pour le bi
commun ». Dangeard place ce postulat à la base de toute sa cosmogonie. Il ne no
dit pas comment se sont constitués ces êtres primitifs qui, dénuées des perfectionn
ments qui ont rendu possible l'assimilation du milieu inorganique ou même des dé
d'autres êtres en étaient réduits à s'entre-dévorer. Les esprits assez hardis pour con
voir cette hypothèse, n'auront aucune peine à admettre l'évolution primitive du règ
animal et son passage direct aux végétaux incolores sans le secours des chlorophytes. I
zoospores affaiblies se transforment en gamètes en devenant autophages. L'autopha
sexuelle est un simple réveil d'une vieille habitude dès que le besoin s'en fait sent

Cette origine n'empêche pas les éléments faméliques que sont les gamètes d'us
avant de se fondre l'un dans l'autre, des procédés de nutrition acquis par les div
groupes où on les observe. Cette alimentation préalable devient même indispensa
pour assurer à l'œuf son rôle nouveau de cellule de réserve. La fonction sexuelle s'e
adaptée aux différences de nutrition que présente le thalle chez les Algues et les Cha
pignons. Grâce à la *nutrition holophytique* (prototrophie des auteurs), les gamè
d'algues peuvent vivre assez longtemps en attendant la copulation ; l'œuf de son cô
pourra se suffire et même augmenter ses réserves, toujours grâce à la présence de la chlo
phylle. Les gamètes des champignons n'avaient pas cette ressource. Aussi les espè
qui, comme le *Polyphagus* et le *Monoblepharis*, mettent leurs gamètes en liberté,
trouvent-elles dans une condition défavorable et constituent-elles des groupes mort-n

Un procédé différent s'est généralisé chez les Champignons : les gamétanges se so
formés au contact et se sont mis en relation directe. Les gamètes restent nourris p
la plante mère ; quelques-uns sont sacrifiés au profit de gamètes privilégiés ; le nomb
de ceux-ci diminue progressivement chez les *Péronosporées*. Mais la fécondat
consiste toujours dans la fusion de deux gamètes, de deux énergides provenant
chaque gamétange.

)n distinguera l'isogamétangie (*Mucorinées*) de l'hétérogamétangie. Chez les *Muco-ées*, la zygospore est un œuf composé, car plusieurs énergides copulées proviennent chaque gamétange ; il en est de même de l'oospore de l'*Albugo Bliti* et de l'*A. Por-lacæ*. L'oospore des autres *Péronosporées*, des *Myzocytium*, est un œuf simple ; ïin l'oogone de l'*Ancylistes Closteri* contient des gamètes indifférents qui ne nissent pas. L'isogamétangie et l'hétérogamétangie ont pu se réaliser indépendam-nt sans que l'une dérive nécessairement de l'autre.

En résumé, le fait essentiel de l'évolution des Champignons inférieurs, c'est que nion des gamétanges devient générale chez les *Siphomycètes* adaptés au milieu rien. Tel est le point de départ que l'auteur se propose de suivre dans la troisième rtie de son Mémoire qui traitera de la sexualité chez les Ascomycètes.

)ans les 5 Chapitres descriptifs, Dangeard cherche des exemples à l'appui de ses idées nérales, avec cette conviction qu'on doit trouver dans la nature actuelle le prototype chaque groupe.

CHAPITRE I. — Le *Rhabdium Hedenii* (Wille) Dang. — L'auteur identifie le *Rhabdium itum* Dang. 1903 avec l'*Harpochytrium Hedenii* Wille 1900 (*Fulminaria Hedenii* lle 1903) mais il ne le distingue pas du *Rhabdium intermedium* Atkinson 1903. Il le pare du genre *Harpochytrium* fondé par Lagerheim en 1890 sur l'étude de l'*Harpochy-um Hyalothecæ;* le genre *Fulminaria*, proposé par Gobi pour l'*Harpochytrium Hya-hecæ* qu'il avait vu en 1887 sans en publier le nom doit disparaître.

Le genre *Rhabdium* se distingue par la présence d'un disque adhésif logé dans l'épais-r de la membrane de l'*Oedogonium* qui supporte le *Rhabdium*, d'après Atkinson, is pénétrant jusqu'au contact du protoplasma comme un véritable suçoir, d'après ngeard. Le noyau est bien conformé, comme ceux qui se divisent par téléomitose. ndividu nourricier, en forme de baguette se transforme en zoosporange, laissant tefois à la base, vers le suçoir, un résidu susceptible de régénérer le premier spo-ge après l'expulsion des zoospores. La sexualité fait vraisemblablement défaut. genre *Rhabdium* et le genre *Hyalotheca* sont des Chytridiacées voisines du point de tact avec les Flagellés. On peut y voir la souche des *Hemiasci*, qui n'en diffèrent entiellement que par la transformation des zoospores monotriches en spores iennes immobiles.

CHAPITRE II. — Le *Myzocytium vermicolum* Zopf. — Ce champignon nous est donné nme le prototype des *Péronosporées* et non des Saprolégniées. L'individu est formé ı ou plusieurs zooporanges très polymorphes ; un arrêt de développement dès les mières divisions du noyau transforme le jeune zoosporange en gamétange. On ob-ve en général 8 noyaux dans l'oogone, 2 dans l'anthéridie. Ces noyaux dégénèrent, exception d'un seul, au moins dans l'oogone et, après la fécondation, il ne reste pas traces appréciables de périplasme autour de l'œuf unique.

CHAPITRE III. — *L'Ancylistes Closteri*. — Le thalle intracellulaire de l'*Ancylistes* se se, comme celui du *Myzocytium*, en cellules asexuées, et en cellules mâles et elles.

es compartiments neutres et les femelles contiennent généralement quatre noyaux,

les mâles deux noyaux au moment où une cloison les sépare ; une mitose double (nombre.

Les noyaux neutres ne s'isolent pas zoospores, mais l'organe homologue du zoosp range germe par un tube dans lequel passent les noyaux. La différence entre l'*Ancy listes* et le *Myzocytium* est de même ordre que celle qui sépare la pseudo-conidie (*Péronosporées* émettant des zoospores de celle qui germe en filament.

L'anthéridie envoie sur l'oogone une branche copulatrice par laquelle ses noya passent dans l'oogone ; mais on n'observe ni fusion, ni dégénérescence de noyaux : sorte que l'oospore mûre renferme un nombre de noyaux égal à la somme des noya mâles et des noyaux femelles.

La mitose s'effectue par rejet du nucléole, individualisation de deux chromosom suivant le type des *Urédinées* et des *Basidiomycètes*. Les Ancylistes offrent donc d'i portantes différences à l'égard des *Chytridiacées*, des Saprolégniées, des Péronospor et des *Mucorinées*.

Chapitre IV. — Les *Mucorinées*. — Chez le *Mucor fragilis*, la zygospore âgée r ferme de gros noyaux de copulation et, en outre, des noyaux à membrane mince e nucléole très petit. Ces derniers situés en général au voisinage de la membrane, offr des indices de dégénérescence. Ce sont apparemment les noyaux du plus grand gam tange qui n'ont pas trouvé à s'apparier par suite de l'excédent habituel des noya femelles sur les noyaux mâles. L'auteur repousse l'idée d'une dégénérescence norm portant sur un nombre déterminé de noyaux comme la chose se passe dans le périplas des *Péronosporées*. Sans avoir étudié les azygospores, Dangeard prévoit qu'on rencontrera ni conjugaisons nucléaires, ni mitoses, ni dégénérescences.

Le *Sporodinia* offre les mêmes phénomènes essentiels. On trouve en outre dan zygospore âgée de 10 à 20 corpuscules chromatiques sans relation avec les noyaux : sont disséminés sans ordre et n'exercent aucune action chimiotactique sur les noya Aussi, malgré quelque analogie avec le cénocentre décrit par Stevens chez les *Pé nosporées*, ces corpuscules paraissent-ils représenter une simple modification amorp de la mucorine.

La zygospore est revêtue par les membranes du gamétange doublées des membra propres divisées en épispore et endospore. La couche charbonneuse appartient à l'épi spore. Dangeard ne se préoccupe pas des cas dans lesquels elle est déjà distincte av la mise en communication des protoplasmes des gamétanges.

Les phénomènes de fécondation qui s'accomplissent dans la zygospore assignent a *Mucorinées* une place exceptionnelle. Tandis que, chez les *Péronosporées* où l'œuf composé, la cellule uninucléée se retrouve du moins dans les zoospores, la spore *Mucorinées*, pas plus que la zygospore n'est à aucun moment uninucléée ; partout et t jours l'individu est composé ; jamais il ne revient à l'état de simple énergide.

Chapitre V. — Les *Hemiasci*. — Brefeld a fondé la classe des *Hemiasci* pour genres munis d'asques semblables à des sporanges (*Ascoideen*, *Protomyceten*, *Th boleen*). Il les considère comme la souche des *Ascomycètes*, détachée des Zygomycè au niveau des Choanéphorées et des Rhizopées. Dangeard y voit plutôt des sporan

ssemblant à des asques, mais ne présentant pas à leur naissance de phénomènes de ryogamie.

Les sporanges ont été transmis aux *Hémiascées* et aux Ascomycètes par un ancêtre nmun ; mais cet ancêtre est plus reculé que celui qui a transmis aux *Ascomycètes* fonction sexuelle, puisque Dangeard ne prévoit pas la possibilité de la régression de te fonction chez les Champignons. Comme, d'autre part, il voit dans la caryogamie s *Ascomycètes* un legs des *Chytridiacées* déjà en possession de la sexualité, il conclut e les Hémiascées descendent de ces *Chytridiacées* qui n'ont reçu des *Monadinées osporées* que leurs sporanges et leurs kystes. La disparition des fouets dans les deux ies indépendantes est l'effet du même défaut d'usage de ces organes de natation chez végétaux adaptés à la vie aérienne.

Cette définition posée, les *Thelebolus* doivent être retirés des *Hemiasci*, puisque la ryogamie prélude à la formation du sporange. Par contre le nouveau genre *Protascus*, rasite dans les Anguillules du crottin comme les *Myzocytium*, se range automatique-nt parmi les *Hemiasci*, en dépit des traits communs qu'il présente avec les *Podo-psa*, tels que les spores claviformes au nombre de 8 ou d'un multiple de 8, orientées la même façon que les spores appendiculées dans l'asque des *Podocapsa* ou tel que xpulsion des spores par une projection en feu d'artifice, grâce au gonflement de la tière intersporaire qui, toutefois, ne serait pas un épiplasme.

L'unique espèce du genre nouveau *Protascus*, nommée *Protascus subuliformis* Dang. représentée par un ou deux articles qui se renflent en forme de bouteille à col re-urbé et se transforment intégralement en sporanges. Le col s'applique à la paroi du ps de l'Anguillule et la digère. Des mitoses simultanées appartenant incontestable-nt au type de la téléomitose donnent les noyaux des spores. Le nombre de celles-ci ie en raison inverse du nombre des parasites nourris par la même Anguillule. Les res se fixent sur de nouvelles Anguillules par leur extrémité amincie ; leur proto-sma passe dans le corps du ver par un tube germinatif et le cycle recommence. s mycologues de la vieille école auraient supposé qu'il s'agit d'une Sordariée réduite adaptation parasitaire à ses organes reproducteurs ; mais Dangeard ne croit pas réductions parasitaires et moins encore à l'apogamie chez les Champignons.

L'étude des *Protomyces macrosporus* amène l'auteur à conclure contrairement à pta, que les spores contenues dans le sporange enkysté sont toutes uninucléées, et il ne subsiste autour d'elles, ni noyaux inemployés, ni épiplasme. Les spores ne t retenues ensemble que par une substance incolore analogue à celle qui existe s les sporanges des *Chytridiacées*.

es *Protomyces* comme les *Protascus*, très voisins des *Chytridiacées*, commencent érie des *Hemiasci*. Les *Taphridium* viennent ensuite. Ils ont été séparés avec rai-des *Exoascus* par Lagerheim et Juel. Dangeard transcrit les observations de Juel et ligne, comme un fait remarquable, la distinction nette du thalle en partie fructifère artie végétative et surtout l'existence d'un épiplasme périphérique sans noyaux, si net que chez les *Ascomycètes*.

'asque n'a, en définitive, aucune supériorité sur le sporange, il ne s'en distingue aucun caractère morphologique. Le nombre défini des spores, leur forme compli-e, leur état pluricellulaire (indiqué par les protospores du *Taphridium algeriense*) pareil d'expulsion complexe, l'épiplasme, tous ces perfectionnements ont été obser-

vés dans les sporanges comme dans les asques. La distinction originelle, fondée sur la caryogamie, n'a aucune conséquence sur l'état définitif de l'organe.

L'origine du périthèce chez les Ascomycètes.

Le Botaniste, 10e série, 1907, p. 1-385.

Analyse faite par M. le professeur Vuillemin.

Ce n'est point une tâche aisée que d'exposer en quelques pages la prodigieuse somm de travail dépensée pour composer ce Livre de près de 400 pages et les 91 planches q l'accompagnent, dont 87 reproduisent les dessins de l'auteur. La description des espèc aux divers stades de leur développement tient, à elle seule, 335 pages. Il ne faut p croire que ce soit une sèche énumération de formes et de structures; les faits se dér lent logiquement suivant un plan arrêté dans l'introduction et résumé dans les con dérations générales.

L'auteur suit le chemin qu'il s'est tracé, sans chercher de points de comparaison dehors du sujet qu'il a circonscrit, sans s'égarer dans des considérations accessoir sans s'attarder à de longs détails sur les faits intéressants qui lui feraient perdre de v le chemin qu'il poursuit. Ce but était de poser des lois définitives, absolues, au su de la filiation des Ascomycètes, Dangeard pense l'avoir atteint: « Nous pouvons d que le problème de la descendance des Ascomycètes est complétement résolu... Dangeard semble admettre que toutes les ramifications de l'arbre généalogique Champignons sont représentées dans la nature actuelle; il déclare que les Cham gnons laisseront suivre la filiation même des genres et des espèces quand on connaî mieux tous les caractères dont l'importance avait été jusqu'alors méconnue.

L'énorme masse d'observations dont Dangeard publie les résultats l'a donc complè ment affermi dans les convictions qu'il avait acquises par ses études antérieur « Heureusement, dit-il, nous avions confiance en nos idées; nous étions convain qu'aucune exception n'était possible dans les lois qui ont réglé l'évolution de la sexu lité chez les Champignons. » Cherchons à saisir ces idées.

Les Ascomycètes constituent un rameau monophylétique du groupe monophylétiq des Champignons. Leurs ancêtres ne peuvent pas être cherchés ailleurs que chez Champignons inférieurs oosporés. La chose est tellement évidente, qu'elle devra fo cément entraîner tous les suffrages. Les Ascomycètes ont pour point de départ ancêtre siphomycète plus ou moins semblable au *Myzocytium vermicolum*. L'uni des gamétanges domine toute l'évolution de la reproduction sexuelle chez les Cham gnons siphomycètes; c'est aussi le point de départ de toutes les modifications renco trées chez les Champignons supérieurs.

Le genre *Dipodascus* apparaît comme un témoin de la transformation des Siphon cètes en Ascomycètes. Il n'est pas seulement intermédiaire entre les Péronosporées les Ascomycètes comme l'admet Juel, il représente un terme de passage entre ces de groupes dont il cumule les propriétés essentielles. Son étude montre d'une faç

ontestable que le premier des Ascomycètes n'est autre chose que le dernier des ycomycètes, ce qui suffirait à écarter toute idée de filiation avec les Floridées.

Dangeard tient d'ailleurs à montrer que l'hypothèse d'une telle filiation est insoutenble en elle-même. L'asque ne peut être homologué au carpospore qui tient sa place ns l'ontogénie, parce que le carpospore est formé de spores exogènes; et, si Danard a dû invoquer ailleurs le passage du sporange au sporophore, il n'a pas de raison dmettre le passage de l'asque entosporé aux appareils ectosporés. L'asque peut, bien oins encore, être homologué au tétrasporange des Floridées, car celui-ci représente génération asexuée, tandis que l'asque est le terme de la génération sexuée.

Pour des motifs analogues, on écartera l'hypothèse d'un rapport de filiation des *Pyroma*, soit avec les Vauchériées, soit avec les Œdogoniées, parce que le phénomène nastomose du *Pyronema* rentre dans l'ordre de ceux qui régissent l'union des gaméges chez les Siphomycètes.

L'Ascomycète procède du Siphomycète par transformation portant à la fois sur le orophyte (thalle asexué et sporange) et sur le gamétophyte (thalle sexué et sporone.

Dans le thalle, asexué ou sexué, la structure continue fait place à la structure cloinée: le sporange devient un conidiophore, le gamétange se transforme de même en métophore; le sporogone devient un asque.

Ces diverses transformations se manifestent dans l'agencement des noyaux. La numéion des noyaux tient donc la première place dans tout le volume; le noyau apparaît mme le symbole de l'unité biologique indivisible. Dangeard ne s'attardera pas à dister sur le rôle des centrosomes dans la fécondation ou à chercher la raison de la pulation des noyaux dans une structure incomplète produite par la réduction chroatique. La question des chromosomes est à peine touchée incidemment à propos de *scobolus furfuraceus*, où leur nombre est fixé à 4, celle des centrosomes et des asters propos du *Pyronema confluens*. Sans être entièrement d'accord avec Harper, Dangeard semble pas s'être fait une opinion personnelle bien précise. C'est le noyau en bloc i l'intéresse. Il ne compte plus dès qu'il cesse d'être bien délimité ou qu'il se vide; est considéré comme un dégénéré et les éléments chromatiques, dispersés ou défors, sont envisagés comme de simples aliments.

L'appareil végétatif ne laisse apparaître aucune distinction entre le sporophyte et le métophyte. Tout le développement se fait avec n chromosomes, parce que la réducn chromatique s'accomplit à la germination de l'œuf. De la sorte, l'alternance des rps végétatifs qui est si nette chez les Muscinées, les Cryptogames vasculaires, les anérogames, a pu être remplacée fréquemment par une simple alternance de fructiations. La numération des chromosomes est donc sans intérêt; celle des noyaux perettra d'apprécier la distance qui sépare chaque espèce du point de départ placé dans groupe des Siphomycètes.

Déjà, à cet égard le *Dipodascus albidus* chevauche sur la limite inférieure. Toutefois articles plurinucléés ne sont pas strictement cantonnés dans les degrés les plus bas la série; on les retrouve à tous les niveaux; chez les Gymnoascées (*Ctenomyces*, *nauroascus*), des Pénicilliées (*Eurotium*, *Aphanoascus*), des Monascées, des Pyronecées (*Ascodesmis*, *Pyronema*), des Ascobolées (*Ascobolus*, *Saccobolus*), des Sordaes, et aussi chez des *Pyrénomycètes*, tels que *Hypocopra* et *Sporormia*.

Les articles passent à la structure uninucléée chez les *Erysiphe*, *Thelebolus*, *Rhyparobius*, *Chœtomium*, *Podospora*, *Epichloë*, *Fumago*.

Ce caractère varie entre espèces voisines et pourrait justifier quelques remaniements dans la classification. On mettra volontiers sur le compte du défaut d'homogénéité du genre *Endomyces* le contraste des cellulles uninucléées d'*Endomyces decipiens* avec les articles et les segments plurinucléés d'*Endomyces Magnusii*. La présence d'un seul noyau dans la plupart des cellules des *Podospora* fait soupçonner que ce genre est moins proche des *Sordaria* que ne l'indiquent les auteurs et qu'il a des affinités tout à la fois du côté des Sordariées et des Chœtomiées. On note des différences analogues au sein des divers groupes: l'unité habituelle chez les *Rhyparobius* et les *Thelebolus*, la pluralité chez les *Ascobolus*; l'unité chez les *Chœtomium*, la pluralité chez les *Sordaria*; l'unité chez les *Podospora*, la pluralité chez les *Hypocopra*, l'unité fréquente chez les *Epichloë* et les *Fumago*, tandis que la plupart des Pyrénomycètes ont des articles plurinucléés.

La fixité de ces types est loin d'être absolue dans chaque espèce: les oïdies des *Ctenomyces* n'ont qu'un noyau; les cellules très allongées des *Thelebolus*, des *Podospora* en ont plus d'un.

Les Aspergillées à elles seules fournissent toute la gamme des variations. Chez l'*Eurotium herbariorum*, la pluralité se poursuit jusque dans les conidies, bien que l'état uninucléé des spores soit un phénomène ancestral; et c'est là, aux yeux de Dangeard, le caractère distinctif si longtemps cherché entre les genres *Eurotium* et *Aspergillus*. Dans ce dernier genre, l'état uninucléé, acquis dans les conidies et les stérigmates, ne s'étend pas au mycelium; la même condition se propage aux branches supérieures des conidiophores chez le *Penicillium crustaceum*, tandis que chez le *Penicillium vermiculatum* Dang. elle se généralise, même dans le thalle.

Le calibre des filaments ne paraît pas étranger au nombre des noyaux contenus dans chaque article. Jamais on n'a saisi de lien direct entre le cloisonnement et la division des noyaux. Le défaut de cloisons dans les groupes inférieurs a pourtant sa raison d'être phylogénétique. Dangeard y voit une conséquence immédiate de la pénurie d'hydrates de carbone nécessaires à la confection des cloisons. Ce défaut a été corrigé de bonne heure chez les Algues, grâce à la nutrition holophytique qui leur livre à discrétion l'acide carbonique de l'air. Il ne disparaît chez les Champignons que par les progrès de la nutrition saprophytique ou parasite.

Au reste, les caractères de l'appareil végétatif sont tenus pour être relativement mal fixés. La transformation du sporange en conidiophore doit jalonner plus sûrement le chemin du progrès.

On peut très bien admettre que les conidiophores ont pris naissance, tantôt par transformation directe des sporanges, et tantôt par remplacement; mais certaines observations semblent mettre hors de doute que le second cas est beaucoup plus rare qu'on serait tenté de le supposer au simple aspect des appareils. La substitution des appareils conidiens aux sporanges s'est accomplie par deux procédés différents. Les articles plurinucléés ayant la valeur de sporanges se sont dissociés sans former de spores: ce sont les oïdies; ces dernières ne peuvent être distinguées ni des conidies ni des cellules végétatives ordinaires, quand elles deviennent uninucléées. Plus souvent, les articles plurinucléés ont bourgeonné des spores à l'éxtérieur.

Aucun sporange chez les Ascomycètes n'est resté fonctionnel ; on ne trouve pas d'ap-
reil fournissant encore normalement des spores endogènes. Aussi faut-il considérer
mme extraordinaire le présence de spermaties à l'intérieur même de certains articles
Fumago salicina. Ces formations endosporées, comme celles de *Dematium pullu-
ns* et de *Gleosporium*, sont mises sur le compte du réveil d'une tendance ancestrale:
sporulation par sporanges, mais le phénomène n'a plus de fixité; c'est un accident;
bourgeonnement de conidies exogènes reste la seule forme normale de la reproduc-
n sexuelle.

La forme du sporange persiste dans les conidiophores renflés en tête. Pour ne citer
e les *Aspergillus*, tout semble indiquer que les renflements qui supportent les chaî-
ttes de conidies représentent des sporanges dont les spores sont devenues exogènes.
tte tendance se réveille chez les *Penicillium* qui renflent leurs articles dans des con-
ions insolites de végétation,

D'après cette conception, les *Aspergillus* apparaissent comme les héritiers assez
ects des Siphomycètes. Et pourtant ils sont loin d'être les plus simples des Ascomy-
tes.

L'étude des organes sexuels donnera de nouvelles preuves que le perfectionnement
a pas marché d'un pas égal dans les diverses parties de la plante. Il n'y a donc pas de
ison pour subordonner l'une à l'autre certaines familles telles que les Gymnoascées,
nicilliées et Monascées. Ce sont des rameaux, tous de parenté rapprochée, détachés
rs le même niveau de la souche issue des Gamétangiées. Ce fait nous explique que
s nombreuses formes qui appartiennent à ces divers groupes se rapprochent plus ou
oins des formes ancestrales. Dangeard ne trouve donc aucun fait capable d'ébranler
conviction et il conclut à l'existence de relations certaines entre les conidiophores
les sporanges ancestraux des Siphomycètes.

Cette conclusion va servir de base à la théorie de Dangeard sur l'évolution de la
xualité chez les Ascomycètes.

Généralisant une concordance qui existe chez les Algues et chez les Champignons
unis de zoospores ou de zoogamètes, Dangeard pense que personne ne conteste plus
'un gamétange est l'équivalent d'un sporange et qu'un gamète représente une spore
aiblie.

La spore est, en principe, une cellule uninucléée; le noyau est la partie essentielle
gamète comme de la spore; la fusion de deux noyaux est le signe distinctif de la
condation; il n'existe pas de phénomènes sexuels en dehors de la caryogamie. La
férenciation en mâle et femelle est un phénomène accessoire, indépendant de la
condation. Chez les Siphomycètes, elle s'est attachée aux gamétanges, non aux
mètes. Les gamétanges fonctionnels sont exceptionnels chez les Ascomycètes; on les
nnaît seulement dans les familles inférieures, transitoires, des Dipodascées et des
émascées. Partout ailleurs les gamétanges sont nuls ou réduits à l'état de vestige; ils
nt remplacés par des gamétophores. Les Ascomycètes se partagent donc en deux
ctions inégales: les GAMÉTANGIÉES et les GAMÉTOPHORÉES.

Le gamétophore procède du gamétange comme le conidiophore procède du sporange.
le gamétange tout entier se réduit à une cellule unique comme un sporange mono-
oré, le gamétophore se confond avec le gamète. Les gamètes distincts ont peu de
ances de se rencontrer et la parthénogénèse devient fréquente : c'est ce qu'on

observe chez les Endomycétées et les Saccharomycétées réunies dans la division de CHORISTOGAMÉTÉES.

La seconde division des Gamétophorées réunit, sous le titre de DIPLOGAMÉTÉES, la plupart des Ascomycètes, tous ceux qui ont des périthèces ou des apothèces bien développés. La caractéristique de cette division est tirée des diplogamètes, c'est-à-dire des cellules contenant deux noyaux appartenant à des lignées différentes et destinées à donner l'œuf en se copulant. L'œuf ne s'individualise pas autrement que les gamètes, mais il donnera en germant sur place l'asque qui est un sporogone, c'est-à-dire l'organe reproducteur issu de la fécondation, c'est-à-dire le terme de la génération sexuée.

Les diplogamètes ne se forment pas dans les gamétanges, mais dans les ramifications du gamétange transformé, de même que l'appareil conidien de l'*Aspergillus* provient du renflement assimilé à un sporange. Dans toutes les espèces de Diplogamétées les gamètes sont donc portés directement par les gamétophores fournis par les gamétanges. Le gamétophore représente en quelque façon le contenu du gamétange devenu extérieur par migration dans les branches issues de la ramification du gamétange. Il appartient comme celui-ci à la génération sexuée et représente une complication nouvelle de l'appareil de reproduction sexuée qui constitue la partie essentielle du périthèce.

Les gamétanges ne disparaissent pas d'emblée en donnant naissance au gamétophore. Aux stades inférieurs de l'évolution des Diplogamétées, on reconnaît encore les gamétanges ancestraux à leur forme spéciale et même à leur association par paires plus ou moins différenciées chez l'*Amauroascus verrucosus*, les éléments de chaque couple paraissent provenir de thalles distincts. Dangeard ne se refuse pas à accorder à ces deux sortes de thalles le nom de *thalle mâle* et de *thalle femelle*, mais il considère comme absolument indiscutable l'absence de fécondation actuelle, de phénomène sexuel au niveau des gamétanges.

On observe parfois une large communication entre les vestiges des gamétanges. La perforation, souvent décrite chez les *Monascus*, *Pyronema*, etc., est au moins aussi nette chez une nouvelle espèce de *Penicillium*, le *P. vermiculatum* Dang. Plus souvent elle fait défaut; Dangeard refuse toute créance à la description de Harper au sujet de l'existence momentanée de cette communication chez les Erysiphées. Mais, que la perforation soit apparente ou non, il s'établit entre les organes associés des relations portant sur le contenu non figuré. Jamais un noyau ne passe de la branche mâle dans le gamétange femelle. Comme les diplogamètes tirent nécessairement leurs noyaux d'un même gamétange, un seul gamétange restera fertile en donnant un gamétophore. Ce n'est pas nécessairement celui qui revêtait les apparences du sexe féminin chez les Siphomycètes; dans les trois genres de Gymnoascées étudiés par Dangard (*Ctenomyces*, *Amauroascus*, *Aphanoascus*), il semble certain que c'est le rameau anthéridien qui fournit le gamétophore.

L'autre rameau se consacre à nourrir le rameau reproducteur; un courant s'établit entre les deux vestiges des gamétanges et transmet les réserves alimentaires du rameau stérile au rameau d'où part le gamétophore; le résultat est le même quand l'abouchement est large ou quand le passage s'effectue uniquement par osmose.

Dans ces conditions, le nom de gamétanges ne répond plus aux fonctions actuelles; il est remplacé par celui de pseudo-gamétanges. Celui qui donnera le gamétophore est un ascogone, l'autre réduit au rôle de nourrice, reçoit le nom de trophogone.

Si l'on se souvient de la théorie de Dangeard sur l'origine de la sexualité, on ne sera s surpris de voir qu'il admet une dissociation secondaire des phénomènes sexuels en les essentiellement sexuels et en actes faisant retour aux phénomènes nutritifs. us venons de voir qu'il reconnaissait la qualité de mâle et de femelle aux pseudo-métanges et même aux thalles dont ceux-ci émanent; il retrouve aussi les caractères l'affinité sexuelle dans les rapports de ces organes désormais étrangers au phénomène xuel essentiel, à la fécondation qui reste l'apanage des éléments nucléaires repré-ntant les gamètes. Chez le *Penicillium vermiculatum* dit-il, l'ascogone attire le llinode, comme l'oogone d'un *Saprolegnia* attire les branches d'une anthéridie; il y disons le mot, affinité sexuelle, phénomène qui n'est pas sans analogie avec les énomènes de parasitisme. Il y a homologie des organes, ainsi que le soutenait de ry. Mais ni la différenciation sexuelle, ni l'affinité sexuelle ne permettent de les nsidérer comme des organes sexuels fonctionnels, puisqu'ils ne donnent plus nais-nce directement à l'œuf.

Parfois plusieurs couples de pseudo-gamétanges collaborent à l'édification d'un seul rithèce. Ce caractère amène Dangeard à éloigner le genre *Ascophanus* des Ascobolées ur le rapprocher des *Pyronema* polyascogonés.

On ne trouve aucun filament comparable au trophogone chez les Ascobolées. Néan-oins l'ascogone se distingue de bonne heure, notamment chez le *Thelebolus stercoreus*, e ce caractère oppose aux Hemiasci. Ce genre se rattache incontestablement aux cobolées, bien qu'il ait peut-être des affinités avec les Erysiphées. L'ascogone est oins nettement individualisé chez *Ascobolus glaber* que chez *Ascobolus furfuraceus*. n'est représenté que par un filament enroulé à son extrémité en plusieurs tours de re sans qu'on puisse fixer la limite entre la portion végétative et la portion productrice. Chez l'*Ascobolus mirabilis*, le filament même d'où partent les cellules ogènes donnera, au moment de s'incurver, les rameaux recouvrants qui en se rami-nt formeront le périthèce; il restera nu à sa partie inférieure.

Les vestiges du sporange ancestral sont devenus méconnaissables chez les Pyréno-cètes étudiés. Non seulement on ne trouve jamais de trophogone bien distinct des ments recouvrants, mais encore l'ascogone est si mal caractérisé qu'on pourrait ntester son homologie avec les pseudo-gamétanges, si l'on n'avait la série complète intermédiaires permettant d'envisager les Ascomycètes comme une lignée ininter-mpue dont les termes les plus élevés sont ceux où les caractères des Siphomycètes t le plus complètement effacés.

Les Erysiphées, avec leurs cellules uninucléées n'offrent plus aucune trace d'un organe nparable à un sporange. Les rameaux copulateurs, tout en gardant les noms d'asco-ne et de trophogone, ont une origine différente: ce sont des conidiophores trans-més.

Les espèces étudiées dans ce Mémoire sont:

Dans la première section (Gamétangiées): *Dipodascus albidus* Lag., *Eremascus albus* .

Dans la seconde section (Gametophorées), la première division (Choristogamétées) est rite en grande partie d'aprés les auteurs. Nous trouvons pourtant des observations

nouvelles concernant *Endomyces Magnusii* Ludw., *End. decipiens* (Tulasne) Ree
Saccharomyces Anguillulæ sp. nov.

La division des Diplogamétées comprend les Périsporiacées, les Discomycètes et Pyrénomycètes. Dangeard adopte provisoirement la classification courante, tout faisant observer qu'elle repose sur des caractères superficiels. Il avait songé à rédu ces trois ordres à deux groupes fondés sur le mode de formation des asques. Dans premier groupe des RECTASCÉES, les diplogamètes se forment en série; dans le seco groupe des CURVASCÉES, les diplogamètes occupent le sommet d'un rameau courbé crochet. Autant qu'on peut en juger d'après le nombre encore restreint d'espè étudiées, les Rectascées correspondent sensiblement aux Périsporiacées, les Curvasc réuniront probablement les Discomycètes et les Pyrénomycètes, bien que l'on conna quelques exceptions, peut-être seulement apparentes.

Parmi les Périsporiacées, Dangeard étudie, *Ctenomyces serratus* Eid., *Amauroas verrucosus*, Eid., *Aphanoascus cinnabarinus* Zukal, *Penicillium crustaceum* Li *P. vermiculatum* Dang, *Eurotium herbariorum* (Wigg.), *Aspergillus flavus* Li *A. fumigatus* Fres., *A. clavatus* Desm., *Sterigmatocystis ochracea* Wilhelm., *St. ni lans* Eid, *St. nigra* Cram, *Monascus Barkeri* Dang., *M. purpureus* Went, *Erysi Martii* Lev., *E. Cichoracearum* D C., *E. communis* Walls.

Parmi les Discomycètes: *Ascodesmis nigricans* Van Tieg. (comprenant *A. aurea* Tieg, *Boudiera hyperborea* Claussen von Karsten, *Boudiera Clausseni* Henn.), *Py nema confluens* Pers., *Ascophanus ochraceus* Boud., *Thelebolus stercoreus* T *Rhyparobius brunneus* Boud., *Rh. Cookei* Boud, *Ascobolus furfuraceus* Pers., *A. gl* Pers., *A. mirabilis* Dang. (nom provisoire pour un champignon dont aucun périth n'a formé d'asques), *Saccobolus violasceus* Boud.

Parmi les Pyrénomycètes : *Chætomium spirale* Zopf., *Sordaria fimicola* R *S. macrospora* Auersw., *Hypocopra merdaria* Fries., *Podospora hirsuta* sp. nov., *rormia intermedia* Auersw., *Epichloë typhine* Pers., *Fumago salicine* Mont.

Il faudra se reporter à l'original pour connaître tous les détails mentionnés au s de chaque espèce, nous avons dû nous borner à résumer les notions d'ordre gén que Dangeard a voulu étayer sur ce long travail d'observations. On y trouvera a d'utiles renseignements sur les procédés de culture des Ascomycètes.

Nous signalerons en terminant quelques espèces nouvelles: *Penicillium vermicula* Dang. Cette espèce, à l'inverse de ses congénères donne les périthèces plus aisém que les conidiophores, surtout à l'étuve à 25°. Les conidies de 2-3 μ sont d'une coul bleu cendré tranchant sur le mycelium jaune. Le trophogone s'enroule comme serpent autour de l'ascogone robuste et s'y abouche largement par son extrémité dila Le périthèce reste longtemps allongé, puis devient elliptique, rarement sphéri noir. Chaque asque contient 8 spores incolores, elliptiques, échinulées.[1]

Sous le nom d'*Aspergillus fumigatus* Fres., Dangeard décrit une espèce don d'abondants périthèces. D'après les exemplaires qui nous ont été obligeamment c muniqués par l'auteur, nous croyons qu'il s'agit de l'*Eurotium malignum* Lindt.

Nous ne reviendrons pas sur l'*Ascobolus mirabilis* Dang., dont les asques s inconnus, et qui est caractérisé par son périthèce porté au sommet de l'ascog restant nu à la base.

 Podospora hirsuta Dang. se rapproche du *P. pleiospora* par la dimension des es (25.30 $\mu \times 4\ \mu$); mais celles-ci atteignent le nombre de 128. De plus elles pré-ent un seul appendice au lieu de deux. Cette espèce rappelle aussi le *P. curvicolla*, les spores toutefois n'ont que $14\ \mu \times 8\ \mu$.

SEXUALITÉ CHEZ LES CHAMPIGNONS INFÉRIEURS.

i l'effort principal, dans la découverte des phénomènes sexuels, a porté sur roupe des Champignons supérieurs, je n'ai pas négligé cependant la re-rche de l'acte fécondateur chez les champignons inférieurs; c'est ainsi que contribué à sa détermination chez les Péronosporées et les Saprolégniées; fait connaître également en quoi consistait cette fécondation dans le *Poly-gus Euglenæ* et la grande famille des Mucorinées; on en pourra juger rès les analyses qui suivent :

Recherches histologiques sur les Champignons.

Le Botaniste, 2e série, 1890, p. 63-149, avec 5 planches.

histologie des Champignons n'a fait tout d'abord que des progrès extrêmement s, et la chose s'explique d'elle-même par la difficulté des colorations et la petitesse noyaux dans ce groupe.

n'avait guère réussi, jusqu'en 1889, qu'à démontrer l'existence d'éléments éaires dans le mycélium et les appareils sporifères de quelques Champignons; ieurs auteurs comme Fisch, Chmielewski, Hartog, avaient bien essayé de détermi-le rôle des noyaux dans la fécondation, soit chez les Péronosporées, soit chez les olégniées; leurs tentatives avaient échoué : les conclusions auxquelles ils étaient rés se trouvaient entièrement fausses, mais on l'ignorait.

1890, commencent mes recherches histologiques sur les Champignons; je me ve en face de très grandes difficultés; les méthodes n'avaient pas la perfection lles possèdent aujourd'hui, et, au lieu de trouver le champ libre, on se heurtait à ue instant à des notions fausses sur la mode d'action des noyaux dans les phéno-es reproducteurs. Il est relativement facile le plus souvent de vérifier des résultats ts et même de les compléter; mais, lorsqu'on se trouve en face de conceptions nées, le travail devient pénible; on doit arracher les mauvaises herbes avant de er à les remplacer par autre chose.

ne faut donc pas trop s'étonner de la réserve qui se rencontre dans mon Mémoire 890 : une partie était consacrée à rectifier les observations de Chmielewski et de h sur la structure de l'oogone et de l'anthéridie des *Cystopus*; je montrais égale-

ment l'inexactitude des faits décrits par Hartog et concernant une fusion successive d
noyaux dans l'oospore; mes observations n'étaient pas suffisamment complètes
précises pour permettre d'établir exactement le rôle des noyaux dans la fécondation d
Siphomycètes; je me bornai à établir que les gamétanges en présence renferment
nombreux noyaux et qu'une grande partie de ceux-ci entrent en dégénérescence
moment de la formation de l'œuf. « Peut-être un noyau de l'anthéridie peut-il passer
l'oosphère par le canal de communication. En ce cas, quel est son rôle? Se fusionn
t-il avec un noyau de nature spéciale contenu dans l'oosphère? Est-ce de ce noyau ai
renouvelé que proviennent les noyaux qui existent à la maturité des oospores entre
globule oléagineux et la membrane? C'est possible. » Cette dernière hypothèse a
démontrée depuis grâce aux travaux de botanistes dont les noms ont acquis une ju
notoriété; à côté de Wager auquel nous devons une mention spéciale, puisque s
premier Mémoire sur le *Peronospora parasitica* date de 1889, nous citerons Berle
Stevens, Trow, Miyake, Ruhland, Davis.

La fécondation nucléaire chez les Mucorinées.

Comptes rendus, t. CXLII, p. 645-646, 12 mars 1906.

Chez les *Mucorinées*, les gamètes ne constituent pas des cellules distinctes, ils rest
à l'état d'énergides sexuelles représentées par leur noyau. Les portions terminales
branches copulatrices qui se séparent de leur support par une cloison et qui confond
leur contenu pour former la zygospore sont appelées à tort des gamètes : ce sont
gamétanges.

Le protoplasma des zygospores passe successivement de la structure dense à
structure vacuolaire, puis à la structure réticulaire et enfin à la structure vacuolaire
A la fin de la phase réticulaire on observe, chez le *Mucor fragilis* et le *Sporod*
grandis, des noyaux qui s'unissent deux à deux. Comme dans les cas ordinaires
fécondation nucléaire, les noyaux arrivent au contact : la membrane nucléaire dispa
en ce point : les nucléoplasmes se mélangent ; les deux nucléoles restent quelq
temps distincts sous la même membrane, puis se fusionnent. Les zygospores mû
renferment un grand nombre de noyaux doubles de copulation : Ce sont eux qui fo
nissent à la germination les noyaux du nouveau thalle.

D'après Dangeard, chaque noyau d'un couple provient d'un gamétange différe
parce que les fusions s'opèrent progressivement, au fur et à mesure des hazards d
rencontre par suite du mélange des protoplasmas.

Paul Vuillemin

Le Botaniste, 9e série.

Chez les Siphomycètes, il existe deux manières d'être des gamétanges en prése
l'une dans laquelle les gamétanges qui se mettent en communication sont semblab
il y a *isogamétangie* comme chez les Mucorinées; l'autre dans laquelle les gamétan
sont de taille et parfois aussi de forme différente; on les distingue alors en anthéri

ogones : il y a *hétérogamétangie* comme chez les Péronosporées et les Saprolé-
acées.
'isogamétangie, selon toute probabilité, a été léguée aux Mucorinées par les Chy-
iacées voisines du *Zygochytrium aurantiacum.* Cette espèce, qui n'a été étudiée
qu'ici que par Sorokin, offre le plus grand intérêt : *a priori*, on doit admettre que
rameaux copulateurs et par suite les gamétanges qui les terminent sont plurinu-
s ; selon toute probabilité, on rencontrera à l'intérieur de la zygospore des phéno-
nes nucléaires analogues à ceux que j'ai découverts chez les Mucorinées.
ans les Mucorinées, les gamétanges renferment approximativement le même
nbre de noyaux. Après la mise en communication des deux organes, il se produit
bipartition de noyaux avant la formation des énergides sexuels définitifs.
ette division préalable des noyaux dans les gamétanges semble avoir un caractère
éral ; nous la retrouverons dans l'hétérogamétangie.
est inutile d'entrer dans des détails connus ; ces énergides se fusionnent par deux
ur et à mesure que le mélange des protoplasmas des deux gamétanges amène leur
contre ; les noyaux qui ne trouvent pas à copuler entrent en dégénérescence, mais
ont relativement peu nombreux.
a zygospore est un *œuf composé*, qui renferme un grand nombre de noyaux doubles
copulation. On y trouve également en abondance des substances de réserve, consis-
en globules d'huile et en gros corpuscules chromatiques, ces derniers se colorent
me tous les cristaux de mucorine qui se rencontrent dans les jeunes zygospores, et
erais assez disposé à croire que les gros corpuscules chromatiques de la zygospore
sont constitués par de la mucorine.
otons encore les changements de structure qui se succèdent dans la zygospore :
cture dense, vacuolaire, réticulaire, alvéolaire, et la constitution de la membrane
re qui se divise en épispore ou couche charbonneuse et endospore, le tout enve-
é au contact par la membrane des gamétanges.
a conjugaison des Mucorinées réalise un type normal et primitif de sexualité par
munication directe des gamétanges, et je serais bien étonné si l'on rencontrait
les divers genres non étudiés des variations considérables par rapport à mes obser-
ons sur le *Mucor fragilis* et le *Sporodinia grandis.*
es variations ne peuvent guère exister, car le nombre des énergides en présence de
enance opposée n'est pas soumis à de grands écarts.
es conclusions mises en doute par Lendner ont été vérifiées et complétées tout
mment sur plusieurs exemples de Mucorinées par Moreau.

Note sur la germination de l'oospore de l'*Ancyclistes Closteri*

Bull. Soc. Linnéenne de Normandie, vol. X, 1887 et *Le Botaniste*, 9e série, p. 216, 1906.

i suivi en détail le développement de l'*Ancylistes Closteri* et sa reproduction
elle : la conclusion de ces recherches est la suivante :
l'on examine les diverses manières d'être des gamétanges soit chez les Chytridiacées,

soit chez les Saprolégniacées et Péronosporcées, soit chez les Mucoracées, on voit le type de l'*Ancylistes* est nettement caractérisé, malgré l'incertitude qui règne enc sur la partie finale du phénomène sexuel.

En admettant qu'au moment de la germination de l'oospore, un certain nombre gamètes soient sacrifiés, cette dégénérescence serait en tout cas fort tardive, alors partout ailleurs elle est précoce, soit qu'elle porte simplement sur les énergides périplasme (*Albugo Bliti*), soit qu'elle s'étende également à la plupart des énergi de l'anthéridie et de l'oosphère (*Albugo candida*); par cette persistance des énerg sexuels et probablement par l'absence de fusion des noyaux, l'oospore de l'*Ancyl* constitue une exception remarquable.

Recherches sur la structure du *Polyphagus Euglenæ.* et sa reproduction sexuelle.

Le Botaniste, 7e série, p. 213-257, avec 2 planches.

Les résultats nouveaux qui sont exposés concernent : A. La structure histologiq B. Le développement ; C. La reproduction sexuelle en général.

Au *stade de repos*, le noyau du *Polyphagus Euglenæ* possède une structure cara ristique : on y trouve une *membrane nucléaire*, un *nucléole* arrondi et excentrique, *nucléoplasme* légèrement chromatique et un *suc nucléaire* incolore.

J'ai groupé récemment, sous le nom de cœnosphères des corpuscules spéciaux c rables rencontrés dans le cytoplasme d'un certain nombre de Champignons.

Le *Polyphagus* m'a permis d'étudier à nouveau ces formations ; il n'est pas im de résumer leur histoire, afin d'éveiller l'attention des histologistes sur ce nouvel ment de la cellule.

Propriétés générales des cœnosphères. — Les cœnosphères sont des sphérules à c tour net, qui sont formées par une substance dense et homogène ; cette substanc colore par le carmin et l'hématoxyline, mais très difficilement ; la fuchsine acide do souvent de meilleurs résultats ; parfois la coloration rouge obtenue est intense et pelle celle qu'on obtient par l'action du même réactif sur les pyrénoïdes.

C'est avec les pyrénoïdes que les cœnosphères présentent la plus grande ressemblan tant au point de vue de la forme qu'à celui de la structure et de la sensibilité réactifs.

Le *Polyphagus Euglenæ* est un Archimycète ; sa reproduction sexuelle doit, *a pri* rappeler les phénomènes d'autophagie, tels qu'ils se sont montrés, au début d sexualité.

L'autophagie sexuelle se produit entre deux individus manquant de l'énergie né saire à leur développement ultérieur ; cet état spécial leur confère la qualité gamètes.

En général, les gamètes sont formés dans des gamétanges qu'on peut disting le plus souvent des sporanges ordinaires ; l'attraction sexuelle se manifeste dès la s du gamétange et avant tout développement végétatif des gamètes.

l est possible qu'on découvre chez les Chytridinées une copulation entre gamètes ndant la période d'activité; mais, chez le *Polyphagus*, les gamètes sont tout d'abord *pourvus d'attraction sexuelle;* celle-ci ne se développe que plus tard, *après une riode de végétation*. Ce fait a entraîné quelques modifications intéressantes dans le de de formation de l'œuf.

En effet, les gamètes s'étant dispersés, à leur sortie du gamétange, sans aucun souci ne copulation ultérieure, ils se trouvent souvent éloignés les uns des autres, lorsque traction sexuelle apparaît sous l'influence d'une disette d'aliments.

L'autophagie semble difficile à réaliser dans ces conditions; elle se fait cependant le is simplement du monde; le gamète mâle utilise un de ses filaments nourriciers pour eindre le gamète femelle; ce pseudopode perfore la paroi de l'ampoule et assure une nmunication entre les deux éléments sexuels; j'ai décrit comment s'opère ensuite le lange des deux cytoplasmes.

La nature du pseudopode, les conditions dans lesquels il se forme, indiquent claire- nt que les phénomènes sexuels ne sont qu'une variante de la nutrition ordinaire.

l est utile d'insister sur la découverte de kystes à un seul noyau, qui, extérieurement, ssemblent, à s'y méprendre, à des zygospores.

L'existence simultanée de kystes et de zygospores dans une même espèce, n'avait pas core été signalée chez les Chytridinées.

Les kystes du *Polyphagus* sont dépourvus de la grosse sphère centrale d'huile qui se uve dans les zygospores; si cette différence avait quelque valeur en dehors de l'es- ce considérée, on serait en droit de penser que beaucoup des formations décrites mme kystes chez les Chytridinées ont en réalité une origine sexuelle; de nouvelles cherches sont nécessaires pour fixer définitivement nos connaissances sur ce point du veloppement des Archimycètes.

SEXUALITÉ CHEZ LES ALGUES.

J'ai découvert la sexualité chez un assez grand nombre d'algues inférieures : lles-ci appartiennent pour la plupart aux Chlamydomonadinées; j'ai fait nnaître, l'un des premiers, comment les deux noyaux des gamètes se fusion- nt en un seul.

Cette fusion des noyaux sexuels dans la fécondation a été découverte tout bord chez les animaux à la suite des observations d'Hertwig et d'Hermann l, ces dernières datant de 1877.

L'identité presque absolue des phénomènes reproducteurs chez les animaux pensait les zoologistes de multiplier leurs observations et de les étendre à is les groupes avant de pouvoir généraliser; aussi se bornent-ils à étudier en ail la fécondation des Echinodermes et celle de l'*Ascaris* du cheval. On doit er plus particulièrement les travaux d'Hertwig, de Fol, de Boveri et de rnoy.

Les botanistes qui s'étaient laissé devancer dans la découverte de la fusi des noyaux sont obligés de porter leurs efforts sur tous les groupes du règ végétal, à cause de la diversité des appareils reproducteurs.

C'est Schmitz qui indique le premier une copulation des noyaux dans l zygospores du *Spirogyra*; mais la petitesse des noyaux l'empêche de voir suf samment les détails de la fusion : ces détails seront connus tout d'abo chez les Phanérogames à la suite des belles recherches de Strasburger, effe tuées en 1884, suivies, quelques années après, par celles de Guignard.

Parmi les Cryptogames, les algues ont été étudiées les premières à ce poi de vue : je signale, en 1886, une copulation des noyaux dans la reproducti sexuelle des Chlamydomonadinées, et Goroschankin vérifiait le fait peu temps après, puis viennent les recherches de Klebahn, d'Oltmanns, Wille, etc.

Recherches sur les algues inférieures.

Annales des Sciences naturelles, 1888, 7e série, t. VII, p. 105-174.

Ce travail, précédé d'un court historique, comprend :

1° Monographie des Chlamydomonadinées; description des espèces, considératio générales,

2° Polyblepharides, gen. nov., type d'une famille spéciale,

3° Relations des Chlamydomonadinées avec les autres familles d'Algues,

4° Le mode de nutrition dans les deux règnes; ses principaux caractères,

L'idée directrice de cette étude est de rechercher dans le mode de nutrition la diff rence entre les deux règnes animal et végétal : « A chaque règne correspond une diff rence fondamentale dans le mode de nutrition. »

LA SEXUALITÉ DES INFUSOIRES CILIÉS.

La réalité des plus belles découvertes, de celles qui sont le mieux établie se trouve parfois remise brusquement en question : c'est ce qui vient de s produire (1) au sujet de la reproduction sexuelle des Infusoires ciliés, déco verte par Maupas.

J'ai pensé qu'il était utile, dans ces conditions, de ne pas différer davantag

(1) A. Dehorne, *La non-copulation du noyau échangé et du noyau stationnaire dans la conjugais de* Paramæcium caudatum (*Comptes rendus*, 27 mars 1911).

ublication des résultats que j'avais obtenus en étudiant à diverses reprises, hez plusieurs espèces, les conditions de cette reproduction sexuelle.

La conjugaison des Infusoires ciliés.

Comptes rendus, 10 avril 1911.

ai pris comme type le *Colpidium colpoda*, non seulement parce que cette espèce fourni tous les stades qui précèdent ou accompagnent la fécondation, mais aussi r la raison que Hoyer, en 1899, a contesté chez ce *Colpoda* l'existence d'une fusion noyaux sexuels [1].



a conjugaison se produit suivant le schéma indiqué par Maupas, en ce qui concerne ombre des divisions nucléaires et l'ordre dans lequel elles se produisent.
es deux premières divisions du micronucléus sont caractérisées par la richesse des

) Hoyer. *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Conjugaison* (*Arch. f. m. Anat.*, Bd. LIV, 1899).

noyaux en chromatine : celle-ci est répartie en fines granulations dont le nombre variable aux différents stades et qui sont indépendantes les unes des autres ou associ en chaînettes. Ces deux divisions se distinguent aussi des suivantes par la longu inusitée du fuseau à l'anaphase : celui-ci s'étend d'une extrémité à l'autre du co sous forme d'un ruban chromatique finement granuleux, entouré complètement d'u membrane nucléaire dont il est séparé par un intervalle incolore.

Des quatre noyaux ainsi formés dans chaque individu conjugué, trois entrent imm diatement en dégénérescence et le quatrième se divise pour fournir un noyau statio naire ou femelle et un noyau migrateur mâle.

Le fuseau, à cette division (*fig.* 1), n'occupe que la moitié de l'axe : il s'étend macronucléus médian jusqu'au voisinage de la partie frontale où se trouve une comm nication directe entre le cytoplasme des deux individus en conjugaison.

Il est facile de voir qu'au moment de la rupture du connectif les noyaux proven de cette troisième division, d'abord piriformes, ne tardent pas à prendre un cont ovale ou elliptique; dans chacun d'eux, on observe un paquet de fibrilles dirigées s vant le grand axe et au nombre de six à huit environ; les deux noyaux migrate occupent l'extrémité frontale de chaque individu : les deux noyaux stationnaires rest ordinairement au voisinage de chacun des macronucléus; il n'existe aucune différe de structure appréciable entre les noyaux migrateurs mâles et les noyaux stationnai femelles.

Les deux noyaux mâles passent réciproquement d'un individu dans l'autre; ils c servent, pendant cette migration, leur aspect fibrillaire (*fig.* 2); chacun d'eux vi alors se placer parallèlement au noyau femelle correspondant et la fusion s'opère ra dement (*fig.* 3); les deux paquets de fibrilles de chaque noyau restent encore quel temps distincts sous l'enveloppe commune (*fig.* 4); mais bientôt cette distinct s'efface et le noyau double de copulation n'est reconnaissable qu'à son volume et plus grand nombre de ses fibrilles (*fig.* 5).

Fréquemment, la fusion des deux noyaux copulateurs ne se produit pas exactem au même moment à l'intérieur des deux conjugués; elle est parfois achevée dans l alors qu'elle n'est même pas commencée dans le second (*fig.* 4); on trouve d'aille tous les intermédiaires.

On voit qu'il n'est pas possible d'envisager, même à l'état d'hypothèse, la dégé rescence du noyau stationnaire, alors que le noyau de fécondation ne serait autre ch qu'un noyau migrateur à extrémité entaillée.

Le noyau double de copulation va subir encore deux divisions successives avant séparation des individus conjugués : elles ne diffèrent pas sensiblement, surtout dernière, de la division ordinaire du micronucléus lors des bipartitions végétatives l'Infusoire.

En présence de la conclusion formulée par Dehorne « que la conjugaison des In soires envisagée au point de vue nucléaire se ramène à un échange pur et simple micronucléus entre les deux conjoints », j'ai cru devoir ainsi confirmer et précis dans un cas particulier, la théorie de Maupas, la réalité d'une fusion des noyaux et conséquent l'existence d'une véritable fécondation.

M. Dehorne étant revenu sur cette question, j'ai apporté dans une seconde Note, preuves que cet auteur avait été trompé par une erreur d'interprétation.

Cette seconde Note est intitulée : *Sur la fécondation des Infusoires Ciliés* (*Comptes rendus*, 12 juin 1911, p. 1703-1705).

SEXUALITÉ GÉNÉRALE.

L'étude des phénomènes sexuels chez les Champignons et chez les Algues, m'a conduit à rechercher l'origine de cette fonction et à établir son influence dans l'évolution des végétaux et des animaux.

La théorie générale que j'ai été amené à proposer repose sur des faits bien établis et sur des observations reconnues exactes : elle a modifié du tout au tout les conceptions anciennes d'Hertwig, de Weismann, de Van Beneden sur la cause même de la sexualité ; je ne puis en donner ici, on le conçoit, qu'un rapide aperçu, suffisant cependant pour donner une idée de son importance,

Le soin avec lequel la cellule répartit ses chromomères et sa chromatine nucléaire à ses descendants montre que toute théorie de la reproduction sexuelle doit tenir grand compte du noyau et de la façon dont il se comporte dans la fécondation,

L'importance de la fusion des noyaux sexuels n'a pas échappé à la plupart des auteurs qui se sont occupés des questions de fécondation ([1]).

C'est en 1855 dans un Mémoire sur l'*OEdogonium*, que Pringsheim caractérisa l'acte sexuel ; ses conclusions étaient les suivantes :

1° Dans l'acte de la génération, il y a réellement mélange de la substance propre du spermatozoïde avec celle du globule encore nu renfermé dans l'organe femelle.

2° La première cellule du nouvel organisme ou de la nouvelle plante ne préexiste point toute formée dans l'organe femelle ; elle est le résultat de la fécondation.

3° Les spermatozoïdes ne forment point une partie morphologiquement déterminée de la nouvelle cellule, son *nucleus* par exemple ; ils se dissolvent, perdent toute forme appréciable et n'agissent par conséquent que par leur substance propre.

4° Un seul spermatozoïde suffit à l'accomplissement de l'acte sexuel.

([1]) Ouvrages généraux à consulter : Wilson : *The Cell in development and inheritance* ; Y. Delage : *La structure du Protoplasma et les Théories sur l'hérédité* ; Henneguy : *Leçons sur la cellule* ; O. Hertwig : *Allgemeine Biologie*, 3e édition, Iéna, 1909.

Le Mémoire de Pringsheim permettait, dès 1855, de dire que la fécondati consiste dans le mélange de deux cellules, l'une mâle, l'autre femelle (1).

On attribue, en général, à Hertwig le mérite d'avoir reconnu en 1875 (2) fusion qui se produit dans l'œuf entre les deux noyaux des gamètes ; cependa Hermann Fol pouvait écrire en 1877 : « Hertwig n'a pas observé la pénétrati du zoosperme dans le vitellus. Il conclut à l'existence de cette pénétration po divers motifs qui ne me paraissent pas tous également justes. Mais sa conclusi est parfaitement exacte : j'ai observé nombre de fois ce processus qui ava échappé aux recherches d'Hertwig, et je puis en conséquence fournir la preu directe qui manquait encore, de l'origine de ce qu'il appelle le noyau sp matique (3). »

A partir de ce moment, la fusion des deux noyaux sexuels fut considéré, général, *comme le phénomène le plus important et le plus caractéristique de fécondation* : on s'efforça de démontrer son existence dans tous les cas de r production sexuelle, soit chez les animaux, soit chez les végétaux ; à cet étude sont plus particulièrement attachés les noms d'Hertwig, de Fol, de Bove de Carnoy pour les animaux et ceux de Strasburger et de Guignard en ce q concerne les végétaux ; j'ai moi-même utilisé ce caractère dans la recherc des phénomènes sexuels chez les Champignons supérieurs et les Algues.

En 1883, les travaux de Van Beneden (4) marquent une nouvelle phase q sera fertile en résultats : ce savant établit d'abord que l'inégalité entre les de éléments sexuels n'est qu'apparente : *le noyau mâle et le noyau femelle possèd le même nombre de chromosomes* ; les noyaux provenant du noyau double fécondation, reçoivent donc une égale quantité de chromatine paternelle et m ternelle ; c'est à partir de cette constatation dont l'exactitude fut vérifiée p différents savants, dans un grand nombre d'exemples, qu'on songea à cons dérer les chromosomes comme les porteurs des qualités héréditaires ; cet théorie, formulée presque en même temps par des savants comme Hertwi Strasburger, Kolliker et Weismann ne pouvait manquer d'être accueillie av faveur.

Mais Van Beneden avait fait une autre constatation : il avait observé que da

---

(1) Pringsheim, *Ueber die Befruchtung der Algen* (*Monatst. der Berl.*, Akad., 1885).

(2) O. Hertwig, *Beitrag zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Ei* (*Morphol. Jahrb.* ; Bd I, III, IV, 1875, 1877, 1878).

(3) H. Fol, *Sur le commencement de l'hénogénie* (*Arch. sc. phy. et nat.*, vol. LXXX, p. 455-45 Genève, 1877).

(4) Van Beneden, *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulai* (*Archives de Biologie*, vol. IV, 1883).

Ascaris, le nombre des chromosomes de chaque noyau sexuel est moitié moindre que celui des noyaux végétatifs ; il en conclut que, dans la reproduction sexuelle, les noyaux en présence sont des demi-noyaux : comme conséquence, les gamètes étaient *des éléments incomplets*.

Cette admirable découverte a donné une impulsion extraordinaire aux recherches concernant les phénomènes reproducteurs ; il a fallu essayer de généraliser cette constitution des noyaux sexuels, déterminer le moment où se produit, dans la vie de l'être, la réduction du nombre des chromosomes, chercher la façon dont se fait cette réduction chromatique.

La théorie des demi-noyaux ou des gamètes considérés comme éléments incomplets a été la seule invoquée jusque dans ces dernières années pour expliquer l'origine et l'existence de la sexualité ; celle-ci n'avait d'autre raison d'être que de restituer au nouvel organisme sa structure normale, que de rendre au noyau son nombre spécifique de chromosomes : *la fécondation se présentait ainsi comme une conséquence directe et nécessaire de la réduction chromatique*.

En réalité, on reculait la difficulté sans la résoudre, car il aurait été nécessaire de remonter aux causes qui déterminent lors de la formation des gamètes une diminution de moitié dans le nombre des chromosomes : cette théorie ne pouvait d'ailleurs fournir aucune explication plausible de la parthénogenèse.

Toutes ces objections m'avaient frappé profondément lorsque, en 1899, je constatai au cours de recherches sur les Chlamydomonadinées, que le nombre des chromosomes se maintenait constant chez les cellules végétatives de ces êtres et chez leurs gamètes (1) ; il en résultait, contrairement à l'opinion de Van Beneden, adoptée par la grande majorité des naturalistes, que les *noyaux qui copulent sont des noyaux ordinaires à* n *chromosomes, alors que le noyau sexuel de l'œuf est un noyau double à* 2 n *chromosomes*.

Je pouvais alors expliquer les divers cas qui pouvaient se présenter : *si la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf, tout le développement de l'espèce se fait, comme chez le Chlorogonium, avec le même nombre de chromosomes qui est le nombre primitif : si la réduction chromatique est retardée, si le noyau double sexuel se transmet dans les cellules qui proviennent de la segmentation de l'œuf, il se produit un état secondaire dû à la sexualité ; l'organisme possède des noyaux doubles ; au moment de la réduction chromatique, ce sont ces noyaux qui reviennent à la structure primaire, ancestrale* ; *les noyaux des gamètes*

(1) P.-A. Dangeard, *Mémoire sur les Chlamydomonadinées et Théorie de la sexualité* (*Le Botaniste*, VIe série).

ne sont pas des demi-noyaux ; ce sont des noyaux ordinaires, et le noyau q. provient de leur fusion est un noyau double.

Cette nouvelle conception de la sexualité va permettre de se rendre comp de l'origine de la fonction, de reconnaître les causes qui ont provoqué son app rition, de constater son influence prépondérante dans la détermination d cycles si variés du développement chez les êtres vivants ; les phénomènes parthénogenèse reçoivent leur explication naturelle et la réduction chromatiq s'explique simplement par l'impossibilité d'un doublement des chromosomes chaque génération.

Pour qu'une autre théorie puisse être opposée à celle-ci. il faudrait qu'el puisse répondre avec le même succès à toutes ces questions ; ce n'est certain ment pas *le cas de la théorie des demi-noyaux ou des gamètes considérés comm éléments incomplets.* La *théorie du dualisme des noyaux*, mise en avant p Schaudinn, soutenue et développée par Hartmann et son école, ne me para pas devoir être assurée d'un meilleur avenir, car, ainsi que je l'ai montr ailleurs, elle repose sur une idée inexacte de la structure cellulaire.

Pour établir l'évolution de la sexualité on doit choisir la direction qui condu aux Métaphytes et aux Métazoaires ; or, incontestablement, cette direction e celle qui, partant des Amibes à téléomitose, nous mène aux Flagellés à simp bipartition comme les *Monas*, et de là aux Flagellés à sporanges, comme *Polytoma uvella*.

L'apparition du sporange dérive évidemment de la simple bipartition (*fig.* 3 la cellule mère, au lieu de s'arrêter à la première division, continue à se bipa titionner jusqu'à la deuxième ou troisième division, si bien qu'elle donne nai sance à 3, 8, 16 nouvelles cellules.

Cette *simple transformation* change singulièrement les *conditions de la nutr tion* ; chez une *Monadinée*, une période de nutrition est intercalée entre chaqu bipartition ; dans un *Polytoma*, cette même période doit suffire à la formatio non plus de *deux* individus, mais d'un plus grand nombre, deux, quatre, hu ou seize (*fig.* 3) ([1]).

L'apparition du sporange dans la reproduction favorise la *multiplication* d l'espèce, mais elle introduit, par une sorte de choc en retour, une infériorit manifeste en ce qui concerne la fonction de nutrition. En admettant que l'équ

---

([1]) Cette condition s'est trouvée parfois réalisée dans des espèces se multipliant par simple bipa tition : elles montrent des épidémies de division, c'est-à-dire qu'elles se divisent, sans période nutrition intercalaire; le résultat est le même, et l'on observe alors soit des phénomènes d'autophagi soit une conjugaison.

ore nutritif soit réalisé avec un sporange à quatre spores (*fig.* 3, II), il ne le ra plus si une ou deux divisions supplémentaires se produisent (*fig.* 3, III); s spores, trop nombreuses, n'auront pas reçu de la cellule mère *l'énergie ffisante* pour continuer le développement.

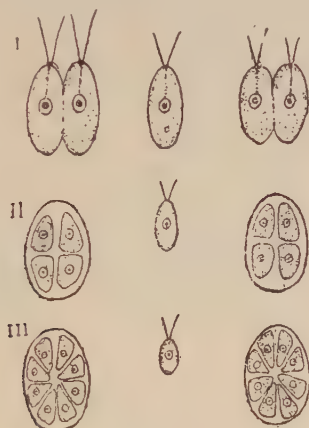


Fig. 3. — La bipartition du corps est remplacée par un sporange donnant des zoospores.

C'est alors qu'intervient avec succès l'*autophagie ;* ces spores affamées s'unisnt par deux, et en fusionnant leurs noyaux elles neutralisent l'effet de la rnière bipartition et retrouvent leur énergie (*fig.* 4).

La fonction sexuelle est née avec tous ses caractéres essentiels; *ceux-ci se nserveront maintenant chez toutes les plantes et chez tous les animaux, avec des odifications le plus souvent insignifiantes,*

Le développement d'un organisme comprend, après la naissance de cette nction, une reproduction asexuelle avec spores ordinaires et une reproducon sexuelle avec *spores affamées;* celles-ci copulent par deux pour former *euf;* ces spores affamées ont reçu le nom de *gamètes* et le sporange dont elles oviennent est un *gamétange.*

La définition de la sexualité, qui a donné et donne encore lieu à tant de con overses, devient d'une grande simplicité : *la reproduction sexuelle est une reoduction asexuelle suivie d'autophagie.*

Cette définition renferme l'origine même de la fonction; par la *reproduction exuelle avec sporanges,* nous remontons à la *simple bipartition du corps; r l'autophagie,* nous nous reportons à une *propriété primitive des protosmas.*

La fusion des noyaux seule représente une acquisition nouvelle, semble-t-il,

puisque, dans les plasmodes provenant de l'autophagie primitive, les élémen nucléaires restent indépendants; on verra plus loin l'importance qu'à pri en évolution cette fusion nucléaire d'apparence banale à ses débuts; cet importance sera d'autant mieux comprise que l'on connaît le luxe de précau tions utilisé dans la téléomitose, afin d'amener dans la division une égale r partition des chromomères et des chromosomes.



Fig. 4. — La sporulation chez le *Polytoma uvella*.

L'un des premiers résultats de la sexualité est *d'allonger le cycle du dévelop pement de l'espèce.*

Je désigne l'individu végétatif qui se transforme en sporange ou le produi sous le nom de *sporophyte* s'il s'agit d'une plante, de *sporozoïde* s'il s'agit d'u animal.

Je désigne l'individu végétatif qui se transforme en gamétange ou le produi sous le nom de *gamétophyte* s'il s'agit d'une plante, de *gamétozoïde* s'il s'ag d'un animal.

l y a intérêt à distinguer le sporange qui provient de la germination de l'œuf
is le nom de *sporogone*.

On a alors les deux formules générales suivantes pour le développement d'un
e, selon qu'on a affaire à un animal ou à une plante :

1° Sporophyte + Gamétophyte + œuf + Sporogone;

2° Sporozoïde + Gamétozoïde + œuf + Sporogone.

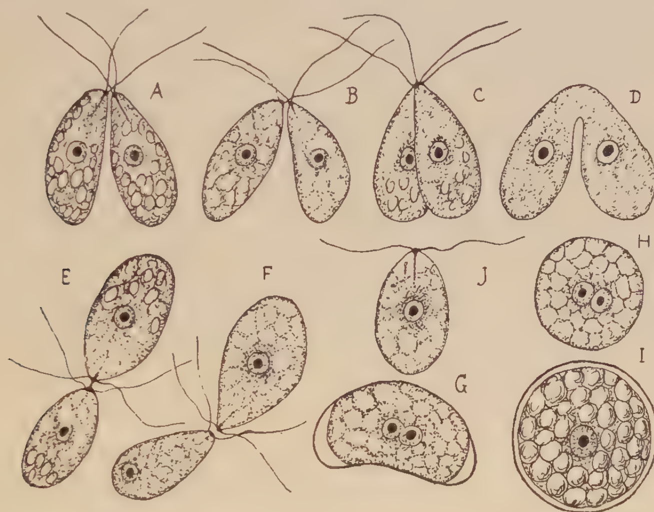


Fig. 5. — La conjugaison des gamètres chez le *Polytoma uvella*.

Pour comprendre les modifications qui se sont produites du fait de la
xualité dans le développement des êtres, il faut maintenant envisager l'in-
ence de la *fusion nucléaire*, qui se produit lors de l'union des deux gamètes
un œuf.

Cet œuf possède un noyau double, il renferme *deux cordons chromatiques :*
n est le nombre de chromosomes de l'espèce, l'œuf possédera 2 *n* chro-
somes.

Lorsque l'œuf va se diviser pour la germination, il peut se faire que les deux
rdons chromatiques contenant chacun *n* chromosomes se séparent simple-
nt sans se dédoubler; les nouvelles cellules ne reçoivent alors que *n*
romosomes et *elles ne se distinguent par rien d'essentiel des cellules or-*
aires.

Si, au contraire, le noyau sexuel transmet son noyau double aux cellules
ovenant de la germination de l'œuf, ces cellules, possédant chacune un
yau à double spirème, se trouvent dans des conditions spéciales, dans un

état secondaire créé par la sexualité ; on ne sera pas surpris que dans ces con tions leurs propriétés et leur rôle diffèrent sensiblement de ce que no trouvons dans la cellule ordinaire à *n* chromosomes; les appareils auxquels cellules à noyau double donneront naissance seront eux-mêmes dans un e *secondaire dû à la sexualité.*

D'autres conséquences découlent de cette organisation; si ces végétati secondaires donnent à leur tour des gamètes, ces éléments auront 2*n* ch mosomes et l'œuf en possèdera 4 *n*; le noyau de l'œuf arriverait ainsi à doub le nombre de ses chromosomes à chaque génération.

Cet inconvénient a été évité de la façon suivante : à un moment donné, correspond à la sporulation, les appareils à 2*n* chromosomes donnent c cellules à *n* chromosomes, sans doute par séparation des deux spirèmes moment de la division; ces spores, en retrouvant la structure primitive de le noyau, *ont repris leurs propriétés ordinaires et les végétations qu'elles donnero posséderont elles-mêmes le caractère primitif.*

Le phénomène qui ramène le noyau de la structure double à la structu simple est désigné sous le nom de *réduction chromatique.*

D'après ce qui précède, cette réduction chromatique a lieu soit immédia ment au moment de la germination, soit plus tard; dans ce dernier cas, *retard dans la réduction chromatique a pour résultat de créer un état seconda des cellules et des appareils*, chose qui n'existe pas dans le premier cas.

On a vu précédemment que la formule générale du développement était venue par suite de la sexualité :

Sporophyte + Gamétophyte + œuf + Sporogone.

La réduction chromatique pouvant se faire à la sporulation soit du spor gone, soit du sporophyte, soit du gamétophyte, il en résulte que, dans le dév loppement, on a des sporogones secondaires, des sporophytes secondaires, même des gamétophytes secondaires, *selon le retard plus ou moins grand de ce réduction chromatique.*

J'ai insisté sur les diverses combinaisons qui peuvent se présenter et s celles qui ont été réalisées dans la nature; on comprendra à *quelles erreurs états secondaires créés par la sexualité ont donné naissance.*

Une des plus belles découvertes dans le domaine de la reproduction sexuel est sans contredit celle que réalisa, en 1883 Van Beneden, lorsqu'il démont que, dans l'*Ascaris*, le nombre des chromosomes de chaque noyau sexuel e moitié moindre que celui des noyaux végétatifs; il en conclut naturelleme

les noyaux sexuels en présence sont des *demi-noyaux*; si le *pronucléus* elle n'est pas l'équivalent d'un noyau ordinaire, il est clair, disait ce savant le globe vitellin pourvu de son *pronucleus* n'est pas une cellule; les gamètes ient des éléments incomplets.

ette observation a donné une impulsion extraordinaire aux recherches cernant les phénomènes reproducteurs; elle a été cependant le point de art d'une conception fausse de la reproduction sexuelle; on a cherché *la on d'être de la sexualité* dans *cette structure incomplète des gamètes* et l'on pas vu que la réduction chromatique n'était *qu'une conséquence de la sexua-* au lieu d'en être le *facteur déterminant*.

a nouvelle théorie de la sexualité dont je viens d'esquisser le principe, a nis de donner une explication rationnelle des phénomènes si curieux de hénogenèse expérimentale mis en évidence par les belles expériences de age, de Loeb, de Bataillon, etc., elle montre comment l'hétérogamie a pris ssance au cours de l'évolution et ses relations étroites avec l'isogamie : elle d compte des divers cycles de développement qui se rencontrent chez les ues, les Champignons, les Muscinées, les plantes supérieures, et aussi l'alternance telle qu'elle existe chez les Protozoaires et les animaux érieurs.

n trouve là, pour la première fois, un ensemble de faits concordants qui itent de fixer l'attention des biologistes et aussi des philosophes.

CHAPITRE III.

PATHOLOGIE GÉNÉRALE.

L'arboriculture m'a toujours vivement intéressé; j'ai créé, dans une p priété située dans la Sarthe, des vergers d'étude qui comprennent à l'he actuelle plus de 600 pommiers et poiriers; les plus âgés ont une vingta d'années.

J'ai essayé sur ces arbres les greffes des variétés cultivées dans la Sarth aussi la plupart de celles qui sont recommandées dans des publicati spéciales.

Ces greffes ont été faites, les unes dans l'année même qui suivait la mise place, les autres après deux ou trois années de plantation, de façon à pou comparer les réussites.

Les plantations ont été effectuées dans des terrains très différents par l nature et le degré d'humidité qu'ils contiennent.

Le moment n'est pas encore venu de donner des conclusions d'ensemb un résultat important a cependant déjà été obtenu; les cultivateurs, voisins, se sont empressés de greffer, parmi les nombreuses variétés pommiers à cidre que je possède, celles qui leur semblait convenir le mi à la région.

Ces expériences m'ont conduit à écrire un petit ouvrage sur les maladies pommier et du poirier, car il n'en existait pas, sur ce sujet, il y a une vi taine d'années.

J'ai été aussi amené à collaborer à la revue *Le Cidre et le Poiré* dans laqu j'ai écrit un certain nombre d'articles de vulgarisation.

Les maladies du Pommier et du Poirier.

Analyse de M. le professeur Prillieux.

L'auteur s'est proposé de présenter dans un petit Traité pouvant être aisén consulté par les horticulteurs et les agriculteurs, la description des principales alt

ns du Pommier et du Poirier, surtout de celles qui sont causées par des parasites, t végétaux, soit animaux, et de donner des indications, tant sur la nature des paraes que sur les moyens d'en arrêter ou d'en limiter les ravages.

près avoir indiqué, dans un premier Chapitre, quelles sont les substances qui peuit être employées comme insecticides ou comme fungicides, il expose successivent les altérations des tiges, des feuilles, des fruits et des racines.

hapitre II. — *Altération de la tige et des rameaux.*

° Sous le nom de *chancre cancéreux*, M. Dangeard désigne le chancre que produit *Vectria ditissima* dont il donne la description. Il mentionne aussi, sur ces chancres, présence d'un *Tubercularia* et de l'*Apiosporium Mali*.

° Il nomme *chancre noduleux* les tumeurs produites par le Puceron lanigère, mais ttribue à un Champignon qu'il a observé sur ces sortes de tumeurs un rôle dans la struction des tissus. Il décrit diverses formes de fructifications : de petites brouslles noires, des sphères rouges couvertes de conidies falciformes et enfin des nides contenant des spores globuleuses et unicellulaires, ou elliptiques, et séparées deux par une cloison transversale, mais il ne les rapporte pas à des espèces déternées ; il paraît plutôt les considérer comme des formes diverses de fructifications n même champignon.

° Le *chancre papilleux* est une altération qui n'est pas due à un parasite ; il se duit sur le tronc et les branches du Pommier dans les endroits humides. On voit tir de l'écorce des corps saillants serrés les uns contre les autres, que M. Dangeard crit comme des racines adventives. Il fait une étude spéciale de l'anatomie des places la tige sur lesquelles naissent ces productions. Ces sortes de chancres sont du reste t rares.

° Le chancre ordinaire est l'altération que produit le *Fusicladium pirinum* sur le s du Poirier. L'écorce se crevasse et s'exfolie et, dans ses fentes, on observe un oma couvert des fructifications du *Fusicladium*. L'auteur a cherché à cultiver le celium de ce Champignon ; il a vu se produire de grosses cellules renflées qu'il isidère comme des kystes.

° Sous le nom de *gélicure du Pommier*, il décrit l'altération des rameaux qui est ribuée au gel et que M. Sorauer a décrite sous le nom de *Frostchorf*.

° La *pourriture du bois* est causée par le développement d'un polypore que Dangeard rapporte au *Polyporus sulfureus*. Il indique aussi comme cause d'une ération analogue du bois du Pommier, l'*Hydnum schiedermayri* qu'a signalé de Thümen.

hapitre III. — *Altérations des feuilles.*

° La *fumagine des feuilles*. — M. Dangeard désigne sous ce nom le *Fusicladium ndriticum* et le *Fusicladium pirinum*. Il décrit des spermogonies globuleuses comme partenant au *Fusicladium dendriticum*. En cultivant ce Champignon, il a obtenu des ments renflés en kystes qu'il regarde comme destinés à assurer la vie du parasite ndant l'hiver, ainsi que des fructifications rameuses portant de nombreuses conidies il considère aussi comme des formes du *Fusicladium*.

2° La *rouille des feuilles du Poirier* est due au *Rœstelia cancellata* correspondant a *Gymnosporangium sabinæ* du Genévrier sabine.

3° La *gale des feuilles*. — L'auteur signale sous ce nom ce que les jardiniers nomment la *cloque du Poirier*, l'altération produite par un acarien vermiforme, le phytopte du Poirier.

4° La *marbrure des feuilles* est due à un autre acarien de couleur rouge, le *Tenuipalpus glaber* qui se voit à la surface des feuilles et des rameaux.

5° L'*erineum* des feuilles du Pommier est causé par un phytopte.

6° L'*oidium* du Pommier a été rapporté à des espèces fort diverses d'Erysiphées: *Podosphæra oxyacanthæ*, *Sphærotheca castagnei*, *Phylactinia suffulta*, etc. L'auteur n'a pu observer que la forme *oidium* et laisse indécise la question de la détermination de la forme parfaite à laquelle il convient de le rapporter.

7° La *chlorose* des arbres à fruits est attribuée à différentes causes.

M. Dangeard pense qu'elle est le plus souvent due à l'absence du fer dans le sol.

Chapitre IV. — *Altérations du fruit.* — Sous le nom de *chancre des pommes et des poires*, l'auteur désigne les altérations produites sur les pommes par le *Fusicladium dendriticum*, sur les poires par le *F. pirinum*.

Sous le nom de *pourriture des fruits*, il décrit la désorganisation des fruits que cause le *Monilia fructigena*.

Chapitre V. — *Altération des racines.* — L'auteur désigne sous le nom de *Pourridié* la pourriture des racines que produit l'*Agaricus melleus*.

Sous celui de *fermentation alcoolique des racines*, il rapporte l'observation faite par M. Van Tieghem, sur des Pommiers morts dans un terrain imprégné d'eau et où l'air ne pénétrait pas. L'alcool produit dans ces conditions par la fermentation intra-moléculaire serait la cause de la mort des arbres.

Enfin, dans un dernier Chapitre, M. Dangeard traite de deux insectes du Pommier: l'Anthonome et la Chematobie. Il pense que les traitements par des substances ammoniacales, qui sont employées avec succès comme insecticides en Amérique, devraient être tentées contre ces ennemis du Pommier.

Ed. Prillieux

Note sur le *Cladosporium* du Pommier.

Le Botaniste, 4e série, août 1895, p. 190-195.

Le *Cladosporium herbarum* a été très bien étudié récemment par Edouard Janczeswki sur les graminées (¹); une forme à développement très voisin se rencontre, on le sait, sur le Pommier.

(¹) Edouard Janczewski, *Recherches sur le Cladosporium herbarum et ses compagnons habituels sur les céréales* (*Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie*, juin 1894).

Voici dans quelles conditions j'ai été conduit à étudier ce champignon.

M. Loret, instituteur au Sap, avait remarqué dans l'Orne et dans l'Eure une maladie pommier qui occasionnait des dégâts très sensibles.

Le parasite s'attaque aux feuilles qui se dessèchent sur les bords, se recroquevillent finissent par être complètement envahies : on trouve aussi çà et là sur le limbe elques taches desquelles rayonnent des lignes brunâtres. Les feuilles prennent une nte gris cendré tout à fait caractéristique ; elles meurent et se détachent de l'arbre ; on les froisse, elles se réduisent en poussière.

C'est vers le mois de juin que l'altération commence à se manifester ; au mois d'août de septembre, les pommiers atteints paraissent à moitié morts.

Les ravages sont très sensibles dans les pépinières sur les jeunes arbres, qu'ils soient effés ou non. M. Loret a observé, dans l'Eure, un certain nombre de ces pépinières i avaient subi du fait de cette maladie une dépréciation considérable. Les arbres



Fig. 6.

ultes ne résistent pas mieux que les sauvageons aux attaques du parasite ; en isieurs endroits, ils sont envahis et épuisés ; les pommes restent petites et ne se veloppent plus, passé le mois d'août.

On avait pensé que cette maladie était due à l'*Asteroma mali* Desmazières.

M. Loret m'ayant obligeamment communiqué un lot de feuilles malades, afin avoir mon avis, j'ai été très surpris de n'y rencontrer que le *Cladosporium ;* ut-être n'est-li pas inutile de signaler les divers états sous lesquels il se présentait.

Le parasite se développe non seulement sur la feuille, mais aussi à son intérie dans le parenchyme en palissade P et le mésophylle sous-jacent M; c'est ce que mont bien une section transversale d'une feuille malade (*fig.* 1).

La pathologie des organismes inférieurs devait naturellement solliciter m attention : une foule de maladies diverses ont été étudiées dans mes divers publications; je me bornerai à en citer quelques-unes.

Mémoire sur quelques maladies des Algues et des Animaux.

Le Botaniste, 2e série, 1891, p. 231-268, avec planches.

Lorsqu'on étudie un être vivant pendant longtemps et dans diverses conditions, constate qu'il a de nombreux ennemis, de nature souvent fort différente, qui vienne limiter son développement naturel ; ces ennemis sont eux-mêmes attaqués à leur to et c'est ainsi que s'établit chez les organismes supérieurs, comme chez les infinime petits, une lutte générale qui maintient l'équilibre sans doute, mais qui aussi, da des cas spéciaux, tend à la destruction même des espèces.

L'homme a songé à tirer parti de cet état de choses et à utiliser pour la destructi des espèces qui lui nuisent, l'action de leurs parasites. De tous côtés, on s'engage av ardeur dans cette voie : aujourd'hui, c'est le ver blanc auquel on inocule un champ gnon ; on parle déjà d'un traitement analogue pour les sauterelles d'Algérie. Qui s même si l'on ne trouvera pas quelque jour un Protozoaire quelconque grand amate et destructeur de microbes ? Ces derniers seraient bien privilégiés dans la nature s' restaient en dehors des lois générales.

S'il est vrai que cette voie puisse être féconde en résultats, on doit chercher connaître, à scruter, dans tous leurs détails, les mœurs, les habitudes des Protozoai et des Protophytes. J'ai étudié, dans ce Mémoire, quelques-uns des faits de cet ord rencontrés au cours de mes excursions dans le monde des êtres microscopiques : il divisé en trois Chapitres.

Le premier Chapitre traite de parasites qui ont été observés sur des algues marin au Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer, où j'ai été accueilli, avec une grande bie veillance, par M. le Dr Joyeux-Laffuie.

Le second Chapitre, le plus important, est consacré à l'étude de maladies épidém ques qui se sont développées dans nos cultures d'algues d'eau douce : il y a là d Rhizopodes, des Flagellés, des Champignons, des Bactériacées.

Le troisième Chapitre traite de maladies observées sur des animaux.

Plusieurs genres nouveaux sont décrits :

1° Le genre *Endomonadina* peut être ainsi caractérisé :

Monadine vivant à l'intérieur des cellules ; protoplasma s'incorporant le contenu la cellule ; résidus de la digestion expulsés au dehors avant la formation du sporang Sporange entouré de mucus à stries concentriques ; il est sphérique ou elliptique aya une taille de 3^{μ} *à* 4^{μ}, *et forme une dizaine de zoospores.*

Caractères distinctifs : Se place dans les Monadinées zoosporées dont il est un des
présentants les plus petits.

2° Le nouveau genre *Antlea Closterii* est également remarquable; il a été rencontré
r des Clostéries.

Puis ce sont des espèces nouvelles dont une dans le genre *Minutularia* créé précé-
mment.

Ce genre *Minutularia* comprend maintenant deux espèces :

1° *Minutularia destruens* Dangeard. — *Chytridium destruens* Nowakowski. Espèce
rasite à l'intérieur des cellules du *Chætonema irregulare*, qu'elle finit par obstruer
mplètement, nutrition endogène ; sporange 15$^{\mu}$; zoospores à un cil 2$^{\mu}$; produit une
formation de la cellule de l'Algue.

2° *Minutularia elliptica* sp. nov. Espèce parasite d'une algue indéterminée, proba-
ement une conjuguée ; un ou plusieurs sporanges dans chaque cellule ; nutrition
dogène ; sporange 10$^{\mu}$; zoospores à un cil 1$^{\mu}$.

Ne produit aucune déformation de la cellule de l'Algue.

La place du genre *Minutularia* se trouve dans les Monadinées zoosporées, à côté du
nre précédent *Endomonadina*.

Une autre espèce intéressante vit tantôt sous la forme d'un Flagellé, tantôt sous celle
un Rhizopode; elle se multiplie sous ces deux aspects : c'est le *Ciliophrys marina*.

Le *Rhizophagus populinus*.

Le Botaniste, 7e série, p. 285-287, avec 2 planches.

J'ai décrit, dans la 5e série du *Botaniste*, une maladie des peupliers que l'adminis-
ation des Forêts avait signalée à mon attention, en me priant d'en faire l'étude.

Il résultait de mes premières constatations que cette maladie était due à un cham-
gnon de la famille des Chytridinées; ce parasite attaque les jeunes radicelles, entrave
ur nutrition et amène leur destruction.

J'ai complété dans cette dernière Note les renseignements possédés sur ce parasite.

Des formations semblables ont été décrites depuis chez diverses plantes : leur étude
érite d'être faite à nouveau.

Note sur une nouvelle espèce de Chytridinée.

Le Botaniste, 5e série, p. 21-26.

L'intérêt offert par cette espèce ne réside pas tant en ce qu'elle est nouvelle, que
ns le fait que son association avec les filaments d'un *Pythium* pourrait faire croire à
organisme autonome ; bien que familiarisé depuis longtemps déjà avec les diverses
rmes de Chytridinées, j'ai cru pendant quelque temps avoir affaire à une espèce voi-
ne des *Monoblepharis*.

Elle a été recueillie à Poitiers même, dans un ruisseau qui s'écoule dans le Clain,

tout près d'un lavoir très fréquenté : on sait que ce voisinage des lavoirs est trè favorable au développement du *Leptomitus lacteus :* en récoltant la mousse blanc qui recouvrait abondamment les pierres du ruisseau, je pensais avoir affaire à dernier.

Ce n'est qu'en suivant le développement direct des zoospores en nouveaux sporang qu'on peut arriver à distinguer le parasitisme chez cette espèce; l'idée première que ce sont les filaments qui fournissent les sporanges; tout contribue à entreten cette erreur : non seulement la membrane des sporanges paraît être la continuation la membrane des tubes, mais, de plus, on voit le protoplasma de ces tubes mycélie s'amasser peu à peu dans les sporanges qui grossissent.

En réalité, il s'agit d'une espèce de Chytridinée parasite du *Pythium* : je l'ai désign sous le nom de *Chytridium simulans*.

Note sur un nouveau parasite des Amibes.

Le Botaniste, 7e série, p. 85-87.

J'ai fait connaître, il y a quelque temps, un parasite de l'*Amœba verrucosa* Ehr. : s'attaque exclusivement au noyau qui est de grande taille dans cette espèce; je lui donné le nom de *Nucleophaga*, destiné à rappeler son mode de vie si particulier : c'e une Chytridinée voisine du genre *Sphærita* Dang.

Aujourd'hui, je signale un autre parasite des Amibes; celui-ci, pour arriver même résultat, possède une organisation et des moyens d'action bien différents de ce du premier. C'est un champignon filamenteux aquatique : ses tubes peu ramifiés s'a longent dans le liquide, et lorsqu'ils arrivent au contact des Amibes, ils donne naissance à de courts rameaux qui se dichotomisent à l'intérieur du cytoplasme l'amibe.

Note sur le *Chytridum tranversum*.

Le Botaniste, 7e série, p. 281-284.

Cette espèce a été rencontrée sur le *Chlamydomonas pulvisculus* et sur le *Goniu pectorale :* elle est remarquable par l'aspect de son sporange qui, sphérique au débu devient ensuite plus large que haut et prend la forme d'un croissant; les papilles desti nées à la sortie des zoospores sont placées à chaque extrémité du croissant. Les zoos pores et les kystes de cette espèce n'ont jamais été rencontrés jusqu'ici; on n'a pas v davantage le mycélium nourricier; c'est ce qui m'a engagé à compléter cette descrip tion.

J'ai obtenu cette Chytridinée en grande abondance dans des cultures de *Chlamydo monas Dilli* Dang.

L'étude histologique de cette Chytridinée semble ne laisser aucun doute sur la natu asexuelle des kystes, puisque ces derniers ne renferment qu'un noyau jusqu'à le complet développement.

CHAPITRE IV.

ANATOMIE GÉNÉRALE.

Mon excellent maitre, le doyen Morière n'avait pas eu la satisfaction de me r choisir comme objet principal de mes recherches la Systématique qui avait ites ses préférences et dans laquelle il possédait une grande compétence.

Sans s'en douter peut-être, il allait me fournir les moyens de faire utilement l'anatomie végétale.

Mes fonctions de préparateur ne constituaient pas précisément une sinécure: chaque cours du professeur, je devais préparer, à l'usage des élèves, une ie de coupes se rapportant aux divers exemples, toujours très nombreux, és dans les leçons. A cette gymnastique sévère, je ne manquai pas d'acquérir pidement des notions assez précises, mais surtout étendues, concernant les verses structures qui se rencontrent chez les plantes.

Beaucoup ignoraient ce labeur ingrat, mais fécond, qui avait précédé mes emières publications et plusieurs s'étonnèrent de me voir abandonner les eories classiques pour y substituer des idées personnelles sur la constitution la tige, sur l'organisation de la jeune plantule, sur la nature du faisceau, etc. i semblaient alors autant de paradoxes.

Ainsi qu'on l'a vu dans les pages qui précèdent, j'ai toujours groupé les faits e j'ai observés autour d'idées générales, dominées elles-mêmes par la nviction d'une évolution progressive des formes, des organes, des structures des fonctions: c'est, pour moi, la seule façon intéressante de travailler. Mais e m'a valu parfois, de la part même de mes amis, des critiques non dissimus. Je persiste cependant à croire que c'est la méthode la plus sûre de faire découvertes ou de les provoquer; mais il est évident qu'elle a ses dangers qu'elle ne vaut que par la manière dont elle est appliquée; l'avenir se charge dire en ce cas si l'hypothèse était juste et la théorie exacte.

Dans l'étude de la plante supérieure, possédant une tige, des feuilles, des ines, je me suis préoccupé de chercher ses origines et d'établir la filiation ses différents organes.

L'opinion classique qui paraissait alors indiscutable attribuait la formation la tige des Cormophytes à une différenciation du sporogone des Muscinées. te interprétation qui subsiste encore aujourd'hui dans quelques centres

d'enseignement et se retrouve dans tous les traités classiques provient d'un comparaison inexacte entre le groupe des Muscinées et celui des Cryptogames vasculaires. Comme ces plantes possèdent les unes et les autres des organes reproducteurs semblables, archégones et anthéridies, on supposait qu'elles étaient sur la même ligne d'évolution, alors qu'elles constituent en réalité deux rameaux divergents.

En plaçant ces végétaux sur la même ligne d'évolution, on se trouvait obligé d'attribuer au sporogone des mousses l'origine de la tige des Cryptogames puisque ces deux organes proviennent l'un et l'autre de la germination de l'œuf placé sur le gamétophyte.

J'ai fait remarquer, à diverses reprises, dans mes publications, comment chez les Algues qui sont considérées par tous comme les ancêtres des Muscinées l'œuf germe en donnant tantôt un appareil reproducteur sporangial ou sporogone, tantôt un appareil végétatif.

Les deux cas se présentent chez les Conjuguées par exemple : l'œuf des *Closterium* fournit un sporogone ; celui des *Spirogyra* donne un filament végétatif. Supposons que les *Closterium* et les *Spirogyra* soient le point de départ de deux rameaux importants : dans les deux, on rencontrera un mode de reproduction identique par zygospores ; mais dans le rameau issu des *Closterium*, l'œuf continuera à germer en donnant des sporogones plus ou moins différenciés, alors que dans le second rameau, celui des *Spirogyra*, l'œuf germera en un appareil végétatif susceptible lui aussi de perfectionnements variés.

On n'aura pas l'idée cependant de considérer cet appareil végétatif du rameau des *Spirogyra* comme tirant son origine du sporogone rencontré dans le rameau des *Closterium*.

C'est pourtant à une conclusion de ce genre qu'on arrivait *en considérant la tige des Cormophytes comme une modification du sporogone des Muscinées*.

Une erreur en entraîne d'autres à sa suite : si la tige provient d'une transformation du pédicelle d'un sporogone, les feuilles devront être considérées comme de simples appendices qui ont poussé sur ce pédicelle ; c'était là, en effet, l'opinion générale. L'origine de la racine elle-même n'était pas envisagée.

J'ai cherché tout d'abord à établir que la tige des Cormophytes résulte de la métamorphose d'un thalle.

On sait très bien, en effet, d'après les exemples fournis par les Algues que l'œuf, en germant, donne ordinairement un appareil végétatif qui ressemble à celui qui provient de la spore, autrement dit, les sporophytes et les gamétophytes ne présentent en général que peu de différences.

Or, le gamétophyte des Cryptogames vasculaires est bien connu : il est nstitué par une lame verte de forme variable qui est un thalle ou prothalle : ui des Muscinées est d'ailleurs, chez beaucoup d'Hépatiques, représenté lui ssi par un thalle.

Il est donc tout-à-fait vraisemblable que le *sporophyte des Cryptogames vascu-res a eu pour origine un prothalle semblable à celui de ces mêmes plantes et ppelant également le thalle des Muscinées.*

On s'explique alors la naissance de la tige et de la feuille aux dépens de cette ne verte, de ce thalle. La nutrition chlorophyllienne exigeait un développe-ent de plus en plus grand de la surface verte : *le thalle s'est lobé : les lobes sont venus les feuilles : ces lobes sont restés concrescents entre eux et les parties concres-ntes ont constitué la tige et les rameaux.*

J'ai indiqué l'origine de la feuille, de la tige et de la racine, pour la première is en 1894, dans les termes suivants : [1]

« La feuille est une modification du thalle, ainsi que le poil absorbant : la ge provient des feuilles et la racine n'est qu'une tige adaptée à son rôle écial : chaque organe nouveau, dans les idées d'évolution, ne pouvant être, moins le plus souvent, que le résultat d'une modification d'organes existant écédemment. »

J'ai repris et développé ces idées en mars 1898 dans un Mémoire relatif à nfluence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante [2].

A cette dernière époque, le professeur Potonié [3] formulait de son côté une nception semblable en ce qui concerne l'origine de la tige et de la feuille x dépens d'un thalle : il y arrivait en invoquant des raisons tirées de la léontologie végétale ; pour lui, la racine était probablement due à une modi-ation de la feuille.

Tansley, à propos de cette théorie, s'exprime dans les termes suivants : L'énoncé moderne de cette hypothèse est due, sans doute, en premier lieu à tonié : elle a été reprise et discutée par Hallier, tandis que Lignier, d'une çon probablement indépendante, a discuté sur cette base et d'une manière téressante et ingénieuse les relations qui existent entre les Fougères, les hénophyllées et les Équisétacées [4]. »

---

(1) P.-A. Dangeard, *Notice bibliographique* (*Le Botaniste*, 4e série, p. 102).

(2) P.-A. Dangeard, *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (*Le Botaniste*, série, 26 mars 1898).

(3) H. Potonié, *Die metamorsphose der Pflanzen im Lichte paleontologischer Thatsachen ;* Berlin, 98. — *Die Herkanft des Blattes* (*Deut. Bot. Motrat.*, 15, 1897).

(4) Tansley, *Lectures on the evolution of the Filicinean vascular System.*, p. 1-2 ; Cambridge, 1908,

La citation ci-dessus montre incontestablement que j'ai le premier donné la théorie de la métamorphose du thalle en plante feuillée et indiqué la phylogénie probable de chacun de ses organes, tige, feuille et racine.

En ce qui concerne l'origine de la racine, j'avais été mis sur la voie du problème en étudiant le rhizome des *Tmesipteris* qui sont des plantes ayant conservé un caractère primitif très marqué, ainsi d'ailleurs que les *Psilotum*, les *Selaginella* et les *Lycopodium* (¹).

Les *Tmesipteris* n'ont pas de racines : l'absorption est effectuée chez ces plantes par la partie inférieure de la tige sur laquelle les feuilles disparaissent peu à peu et sont remplacées par des poils absorbants.

Je remarquai que la structure de la tige de ces plantes se modifiait avec la disparition des feuilles et prenait la structure alterne caractéristique de la racine.

On assistait donc ainsi chez ces plantes à *la transformation de la partie inférieure de la tige en un rhizome ayant les caractères d'une racine.*

Il est remarquable de constater que la racine, une fois apparue au cours de l'évolution, a conservé partout, même chez les plantes les plus élevées en organisation, ses caractères ancestraux.

La tige et les feuilles, par contre, ont subi dans leur forme et dans leur structure de nombreuses modifications.

Au moment de leur différenciation aux dépens du thalle, les lobes de celui-ci constituaient les feuilles, et les bases des lobes restées concrescentes formaient la tige.

L'appareil végétatif se composait donc d'unités, ou phytons, composées chacune d'une partie foliacée, la feuille, et d'une partie concrescente, le *rachis*. Dans chaque phyton s'organisait un appareil conducteur de la sève formé par des vaisseaux ligneux et des vaisseaux libériens; et tous ces appareils se mettaient en communication entre eux dans la tige.

Dès lors, la morphologie et l'anatomie végétales doivent se proposer un double but :

1° Étudier comment, dans une plante donnée, les phytons s'agencent et se disposent à partir de la germination de l'œuf; voir également dans quelle mesure leur forme et leur structure se compliquent avec l'âge de la plante et le niveau auquel ils sont placés.

2° Essayer de suivre de quelle façon, au cours de l'évolution, en passant des Cryptogames vasculaires aux Gymnospermes et aux Angiospermes, ce même

(¹) P.-A. Dangeard, *Le rhizome des Tmesipteris* (*Comptes rendus Acad. Sc.*, 1888).

ıyton s'est transformé pour donner lieu aux structures définitives des plantes ıpérieures.

Envisagée ainsi, l'anatomie végétale n'est plus la science ingrate qui consiste faire dans une plante des sections minces et à noter simplement la position et nombre des vaisseaux et la forme des cellules : elle devient l'égale de l'anamie animale, aidée de l'embryogénie.

Ce sont les premiers phytons, ceux qui proviennent de la germination de euf, qui ont conservé la disposition la plus simple et aussi la structure la oins complexe.

Ceci explique pourquoi, dans mes premières recherches sur la plantule 888-1889), alors qu'il s'agissait cependant de Dicotylédones, j'ai reconnu tte constitution phytonnaire de la plante, entrevue par Gaudichaud autrefois qui, à mon insu, avait été reprise par un savant italien Delpino ([1]).

« L'organe foliaire, le phyton, disais-je à cette époque, constitue une indiviıalité comprenant :

» 1° Une partie caulinaire ou rachis;

» 2° Une partie appendiculaire, le limbe de la feuille et son pétiole. Ce sont s rachis qui, par leur coalescence, constituent l'axe, la tige en un mot.

» L'individualité des rachis se manifeste parfois extérieurement sur l'axe, âce aux phénomènes dits de *décurrences foliaires* (*Larix*, *Cedrus*, *Araucaria*, *ıthyrus*, *Cirsium*, etc.).

» L'étude des stolons et des rhizomes chez les Cryptogames vasculaires nous nduit à regarder les racines comme des axes qui, sous l'influence du milieu, ıt perdu leurs feuilles; ici, les phytons, en perdant leur partie appendiculaire, ıt perdu également leur individualité.

» Pour bien connaître l'organisation d'une plante, il faut étudier :

» 1° Chacune des individualités foliaires ou phytons, leur développement les différences qu'ils présentent entre eux selon leur rôle;

» 2° Les relations qui s'établissent entre eux;

» 3° Les modifications qui se produisent par suite du fonctionnement des nes génératrices ».

Ces idées sur la constitution phytonnaire de la plante avec la conception oderne qui s'y attache, ont été soutenues par Flot (1900), Bonnier (1900), elakowski (1901), Decrock (1901), etc. ([2]).

([1]) Delpino, *Theoria generale della fillotassia* (*Atti della reale Universita di Genova*, vol IV, 33).

([2]) *Recherches de morphologie et d'anatomie végétales* (*Le Botaniste*, 1re série, 1889, p. 175).

On a vu que la racine est un organe qui a conservé sa structure ancestrale sans modification appréciable; la tige et les feuilles des Angiospermes ont subi, au contraire, de profondes modifications de structure; les faisceaux à bois centripète des Cryptogames vasculaires primitives ont été remplacés chez les Diploxylées par un faisceau à double bois, l'un centripète primitif, l'autre centrifuge et de nouvelle formation; ces faisceaux ont fait place ensuite au faisceau à structure opposée des Angiospermes et de bon nombre de Gymnospermes; il en résulte cette conclusion extrêmement importante :

Dans la jeune plantule des Angiospermes et des Gymnospermes, la *structure alterne de la racine est primitive; la structure opposée* dans l'axe hypocotylé et les cotylédons *est d'origine récente.*

Il ne peut donc être question, dans la plantule, d'une transformation et d'un passage d'un organe en un autre, d'une simple rotation de 180° d'un faisceau à structure centripète de racine passant ainsi, dans l'axe hypocotylé, à la disposition centrifuge.

Cette opinion est pourtant celle qui a prévalu jusque dans ces dernières années, à cause de la notoriété de ceux qui l'enseignaient.

Dès 1888, j'avais montré cependant, dans une Note à l'Académie des Sciences ([1]), suivie, en 1889, d'un Mémoire spécial que le « prétendu passage de la tige à la racine » devait être interprété comme un simple raccord entre deux organes de nature différente; le titre même du Mémoire, *Mode d'union de la tige et de la racine*, était suffisamment explicite; mes conclusions principales étaient les suivantes :

1° La disposition du système conducteur des cotylédons influe sur le nombre des faisceaux de la racine : au mode de nervation penninerve des cotylédons correspond la disposition binaire des faisceaux de la racine; au mode de nervation palminerve, correspond le nombre 4 des faisceaux à la racine.

2° La tigelle possède des faisceaux cotylédonaires et des faisceaux foliaires; son étude est ainsi ramenée à celle d'un entre-nœud quelconque.

3° L'insertion des faisceaux de la racine se fait sur les faisceaux cotylédonaires, et de telle façon que, dans la presque totalité des cas, le plan médian vertical des cotylédons passe par un faisceau ligneux de racine.

4° Ainsi compris, le mode d'union de la tige à la racine, dans la plantule, correspond assez exactement aux familles naturelles (Composées, Cucurbitacées, Crucifères, Renonculacées, etc.); même, lorsqu'il se rencontre une

---

([1]) P.-A. DANGEARD, *Le mode d'union de la tige et de la racine chez les Angiospermes* (*Comptes rendus Acad. Sc.*, 15 octobre 1888, et *Le Botaniste*, 1re série, 1889).

arente exception, celle-ci, bien étudiée, ne fait que confirmer la règle (cas *Xanthium*).

'oici comment s'exprimait dix ans plus tard, en 1898, un de nos meilleurs tomistes, le professeur Gravis, de Liège [1].

Le travail le plus étendu sur les structures des hypocotyles est celui de M. Gérard. terprétation que cet auteur a donnée de cette structure a été admise par plusieurs tomistes, notamment par M. Van Tieghem. Elle consiste principalement à supposer les massifs ligneux, en passant de la racine à la tige, se tordent de 180°. Cette tor- expliquerait comment le développement du bois qui est centripète dans la racine centrifuge dans la tige.

Malheureusement, les termes *passage et torsion* ne sont que des expressions figu- . En réalité, les éléments ligneux de la racine ne pénètrent pas dans la tige et ne ordent pas. Ils se terminent vers le haut, comme les éléments ligneux de la tige se ninent vers le bas; de plus, il y a contact entre les premiers et les seconds sur une ndue variable. C'est cette substitution et ce contact qui a donné l'illusion d'un *age* et d'une *torsion*. »

e point de vue du professeur Gravis est exactement le nôtre : il était aussi ui de Naegeli, de Bertrand, de Dodel, de Vuillemin, de Lignier, qui, malheu- sement, ne l'avaient pas établi sur une base assez étendue et assez solide.

es belles recherches récentes de Matte sur la plantule des Cycadées sont es avec cette même interprétation

Une autre conception de la structure de la jeune plantule a été donnée par uveaud dans un Mémoire étendu [2], ses descriptions sont faites suivant une rprétation qui m'a paru aussi peu exacte que celle de la « rotation des ceaux ». L'auteur suppose que le stade alterne, caractéristique de la structure ne racine, donne naissance à la structure superposée de la tige, par le con- rs d'un stade intermédiaire.

'ai indiqué tout récemment à une séance de la Société botanique de France, ment cette opinion allait à l'encontre des données les mieux établies, tives à l'origine du faisceau à structure superposée. On trouve encore, dans lantule des Cycadées, des faisceaux présentant les trois stades ontogéniques hylogéniques du développement : 1° faisceau n'ayant encore que du bois tripète primitif et du liber accolé, comme chez les plantes cryptogames nitives; 2° faisceau avec double bois, centripète et centrifuge, comme chez

---

[1] A. Gravis, *Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia Virginica* (Mémoire avec 25 planches, Bruxelles, 1898, p. 32).

[2] Chauveaud, *L'appareil conducteur des plantes vasculaires* (*Ann. Sc. nat.*, t. XIII, 1911).

les Diploxylées ordinaires; 3° faisceau à structure superposée définitive · la structure superposée des faisceaux foliaires ou cotylédonaires ne p dans ces conditions, être rattachée à la structure alterne de la racine pa prétendu stade intermédiaire.

En résumé, on assiste depuis une trentaine d'années à un effort considéra qui a pour but de mettre en accord l'interprétation de la constitution morp logique et anatomique de la plante avec les données fournies par la recher de la phylogénie des organes et celle des groupes eux-mêmes; les pages précèdent indiquent la part que j'ai prise dans ce mouvement.

Note sur la gaine foliaire des *Salicornieæ Bent. et Hook.*

Bulletin de la Société botanique de France, 1888, p. 157-160.

Il existe dans les *Salicornieæ* (*Arthrocnemum, Salicornia*, *Halostachys*, *Halo mum*), une gaine foliaire avec tissu en palissade. Cette gaine est tantôt distincte l'écorce dans tout l'entre-nœud (*Arthrocnemum fruticosum*), parfois confondue l'écorce dans la partie inférieure de l'entre-nœud; elle renferme un grand nombr faisceaux libéro-ligneux à bois interne, provenant de deux faisceaux foliaires latér symétriques. Les grandes cellules spiralées qu'on rencontre dans les *Salicor peruviana*, *S. virginica*, *Arthrocnemum fruticosum*, *A. ambiguum*, appartienne cette gaine foliaire; la formation d'une telle gaine doit être attribuée à une décurre des bords du limbe, décurrence fort nette dans le *Kalidium foliatum* qui a les feu alternes.

Sur la formation des renflements souterrains dans l'*Eranthis hyemalis.*

Bulletin de la Société botanique de France, 1888, p. 366-368.

Les jeunes plantules de l'*Eranthis hyemalis* présentent sur le trajet de l'axe qui s porte les cotylédons et dans sa partie souterraine un renflement ovoïde; il compr la partie supérieure de la racine principale, l'axe hypocotylé et la région d'insert des faisceaux cotylédonaires; il est produit par un cloisonnement des assises inter de l'écorce, des cellules du péricycle et de la moelle; il se forme ensuite une zone nératrice en dehors des formations primaires.

Quelquefois, cette zone génératrice subit une extension latérale qui donne naissa à un second renflement avec un nouveau bourgeon.

De cette façon il peut se produire une série de renflements qui se réunissent restent isolés.

(¹) MATTE, *Recherches sur l'appareil libéro-ligneux des Cycadées*, Thèse, 1904, et *Germina des Cycadées* (*Mém. Soc. Linnéenne de Normandie*, vol. 23, 1908).

Observations sur l'anatomie des *Salsoleæ Bent. et Hook.*

Bulletin de la Société botanique de France, 1888, p. 197-198.

tribu des *Salsoleæ* présente des particularités de structure intéressantes dans son ıchyme cortical. Il est impossible d'y distinguer une gaine foliaire comme chez les *ornieæ.*

us l'épiderme, on trouve parfois un hypoderme de plusieurs assises de cellules *ıbasis aphylla. Brachylepis eriopoda*, etc. Sous l'hypoderme de ces espèces, et l'épiderme des espèces dépourvues d'hypoderme (*Noœa spinosissima*, *N. Tourne-*, *Ofaiston monandrum*, etc.), on rencontre une assise unique de cellules en sade, puis une assise de cellules cubiques, enfin le parenchyme cortical. Dans ce ıchyme se trouvent un grand nombre de petits faisceaux libéro-ligneux qui offrent curieuse structure d'avoir leur bois tourné en dehors comme dans les Caly-ıées et les Barringtoniées.

tte structure est atteinte par suite d'une torsion de 180° des ramifications des fais-x du cylindre central au moment où ils pénètrent dans l'écorce pour s'y épanouir.

Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine.

Le Botaniste, 1re série, février 1889.

est bien difficile de comprendre le mode d'union de la tige et de la racine princi-chez les Phanérogames tel qu'il est exposé, soit dans les Traités généraux, soit les Mémoires assez nombreux qui ont été publiés sur ce sujet; il y a là cependant oint d'anatomie générale qu'il est nécessaire d'éclaircir avant d'adopter définitive-une définition quelconque du système conducteur de la tige et de la racine. Ces dérations m'ont engagé à entreprendre une série de recherches sur la structure omique des organes primaires de la jeune plante et sur les relations qui s'établis-entre eux; j'ai successivement étudié un grand nombre de familles, et le plus ent, dans la même famille, plusieurs espèces appartenant à différents genres; il a ossible de ramener à quelques idées simples tous les cas particuliers et d'expliquer ucture de l'axe hypocotylé presque aussi facilement que celle de la tige propre-dite.

ne rappellerai dans cette analyse, que le cas général où la racine possède deux eaux: les autres n'en sont que des modifications.

LA RACINE POSSÈDE DEUX FAISCEAUX.

s GÉNÉRAL : *Les faisceaux sont également au nombre de deux dans chaque pétiole otylédons.* — Ils descendent verticalement et viennent s'unir plus ou moins bas à rtie interne du faisceau correspondant de la racine : il en résulte une disposition rme de T ou de V; selon les familles et les genres, les deux faisceaux du pétiole

restent plus ou moins écartés. Si la croissance intercalaire est faible, il existe des ces des vaisseaux de la racine entre les branches du V jusqu'à la base des cotylédo

Tous les autres cas que nous allons décrire ne sont que des modifications de celui il est d'ailleurs de beaucoup le plus répandu. On le trouve dans les familles suivan Renonculacées : *Nigella*, *Delphinium*, *Helleborus*, *Thalictrum*, *Adonis ;* Capparidé *Cleome*, *Gynandropsis ;* Crucifères: *Barbarea*, *Iberis*, *Succovia*, *Heliophila :* Caryop lées : *Saponaria ;* Légumineuses: *Baptisia ;* Ombellifères : *Didiscus*, *Œnanthe ;* So nées: *Capsicum, Solanum*, *Lycopersicum ;* Labiées: *Phlomis*, *Ocimum ;* Scrophulari *Alonsoa ;* Acanthacées : *Acanthus ;* Rubiacées : *Sherardia*, *Asperula ;* Campanulacé *Platycodon*, *Campanula ;* Aristolochiées : *Aristolochia* ; Chénopodées : *Atriplex*, (*nopodia*, *Kochia*, *Salsola*, *Basella ;* Phytolaccées : *Rivina*, *etc.*

Cas secondaire : *Le pétiole des cotylédons renferme deux faisceaux médians et d latéraux.* — Les premiers se comportent comme dans le cas général ; les latéraux s nastomosent plus ou moins longuement avant de rejoindre le médian vers le bas.

Il en est ainsi chez les Composées : *Lonas*, *Catananche*, *Helminthia*, *Sonchus*, *A misia*, *Picridium*, *Chrysanthemum*, et chez quelques Renonculacées : *Erant*, *Aquilegia*, *Ranunculus*.

Recherches de morphologie et d'anatomie végétales.

Le Botaniste, 1re série, p. 175-207, avec 2 planches.

Ce travail contient trois Chapitres :

Le premier traite de la nature de l'axe ; exposé de la théorie phytonnaire;
Le deuxième est une étude anatomique des *Pinguicula;*
Le troisième est une monographie anatomique du genre *Acanthophyllum*.

En ce qui concerne la monographie des *Pinguicula*, les conclusions sont les vantes :

La course des faisceaux dans la tige est analogue à celle qui a été décrite Kamienski dans le *Primula spectabilis* et l'*Androsace septentrionalis;* le faisceau liaire, en pénétrant dans la tige, se divise en deux moitiés qui se rendent chacune un sympode droit et gauche ; ces sympodes contrarient leurs courbures en forman réseau dont la forme et la grandeur des mailles sont sous la dépendance du cycle liaire. Ces sympodes affectent deux manières d'être différentes.

a. Les sympodes en section horizontale forment une couronne libéro-ligneuse ré lière (*Pinguicula alpina* et sa variété *bimaculata*).

b. Chaque sympode peut se recourber en un anneau entouré par l'endoderme; courbure est plus ou moins complète selon les espèces ; mais il arrive fréquemm que les traces foliaires centrales sont entourées complètement par le réseau radici et l'endoderme, le tissu conjonctif de l'écorce communiquant largement ave moelle. C'est à une disposition analogue du système libéro-ligneux des *Auricula* MM. Van Tieghem et Douliot ont donné le nom de polystélie. A sa partie inférieu tige souterraine peut ne posséder que deux sympodes, formant un anneau ligneux

seau radicifère est un produit de l'activité du périphragme (*Pinguicula vulgaris*, *lutea*, *P. lusitanica*, *P. longifolia*).

Dans la racine du *Pinguicula vulgaris*, les faisceaux ligneux peuvent se rejoindre rs le centre et sur les côtés en formant un cylindre ligneux plein,

La monographie anatomique des *Acanthophyllum* se résume ainsi :

Dans chacun des deux groupes, on peut facilement distinguer les espèces en s'appuyant sur divers caractères.

1er Groupe. — Bois sans fibres ligneuses, zone génératrice médullaire, fibres libériennes dans l'écorce secondaire; la section de la feuille à la forme d'un demi-cercle ec deux petites ailes.

a. Système libéro-ligneux très fractionné. *A. spinosum;*

b. Anomalie moins prononcée : quatre cylindre ligneux plus ou moins indépenants au centre de la tige :

1° Pas de poils épidermiques sur la feuille. *A. bracteatum;*

2° Stéréome en anneau complet. *A. fontanesii;*

c. Faisceaux engagés dans le périphragme du faisceau médian de la feuille et dans lui de la tige au niveau des nœuds. *A. squarrosum.*

2e Groupe. — Bois fibreux, pas de productions libéro-ligneuses médullaires : parenyme en palissade très développé sur les deux faces de la feuille; section se rapproant graduellement de la forme ordinaire.

d. Stéréome interne et externe de la feuille déjà réduit; poils épidermiques renflés cupule, *A. crassifolium.*

e. Pas de stéréome interne dans la feuille, pas de poils épidermiques. *A. mucronam.*

f. Pas de stéréome dans la feuille, section plane. *A. versicolor.*

Essai sur l'anatomie des Cryptogames vasculaires.

Le Botaniste, 1re série, p. 211-270, avec 3 planches.

Ce Mémoire comprend une Introduction et deux Parties.

La première Partie a pour objet l'étude anatomique du groupe si nombreux en pèces de *Selaginella*.

La seconde Partie est divisée en trois Chapitres : le premier est un résumé des résultats obtenus intéressant l'anatomie générale; le second renferme un essai d'application ces résultats à l'ensemble des Cryptogames vasculaires; le troisième contient la futation d'une théorie sur la structure des Cryptogames.

L'anatomie de la tige et ses nombreuses variations ont été établies dans un très and nombre d'espèces; la course des faisceaux a été également indiquée pour ces êmes espèces.

La feuille a été l'objet d'une étude particulière qui a conduit à distinguer deux types structure différente selon que les deux épidermes sont semblables ou dissemblables.

La nature du porte-racines est l'objet d'une explication tirée de sa position et de sa ructure.

Mémoire sur l'anatomie et la morphologie des *Tmesipteris*.

Le Botaniste, 6e série, p. 163-182, avec 7 planches.

Ce Mémoire établit chez les *Tmesipteris* la structure de la tige, de la feuille et du rhizome. avec les modifications qu'elle présente.

L'anatomie permet de distinguer les espèces suivantes qui, à l'exception du *T. tannensis* sont nouvelles.

Un caractère important permet de distinguer les *Tmesipteris* en deux sections, selon qu'ils ont des fibres médullaires ou en sont dépourvus et l'on peut dresser le tableau de détermination suivant, établi à dessein uniquement sur des particularités anatomiques (échantillons d'herbier).

Pas de fibres médullaires : nombreux faisceaux ; moelle très large, collenchymateuse ornements épidermiques du limbe en réseau. *T. Vieillardi.*

Pas de fibres médullaires : faisceaux moins nombreux; moelle moins large, ornements épidermiques en forme de ponctuation. *T. tannensis.*

Pas de fibres médullaires : trois ou quatre faisceaux réunis plus ou moins intimement au centre. *T. elongatum.*

Fibres médullaires : mésophylle lacuneux élastique, section de la feuille amincie sur les bords, étroite. *T. truncatum.*

Fibres médullaires : mésophylle lacuneux, affaissé; section large, renflée aux extrémités. *T. lanceolatum.*

Sur l'équivalence des faisceaux dans les plantes vasculaires.

Comptes rendus de l'Académie des Sciences, mai 1891.

En anatomie végétale, l'unité adoptée pour le système vasculaire est le faisceau mais on l'interprète de bien des manières différentes.

Ainsi, le faisceau ordinaire des Dicotylédones comprend un faisceau ligneux et un faisceau libérien superposés; il est dit collatéral par la plupart des auteurs; pour quelques autres, c'est un faisceau unipolaire. Chez plusieurs monocotylédones le faisceau est constitué par un îlot libérien entouré par les faisceaux ligneux; il est concentrique; chez la plupart des Cryptogames vasculaires, c'est, au contraire, le bois qui est entouré par le liber dans les cordons libéro-ligneux ; ces cordons libéro-ligneux sont alors considérés comme des faisceaux concentriques, plus rarement comme des faisceaux bipolaires ou leurs combinaisons ou enfin comme des stèles. Le système vasculaire de la racine donne lieu aux mêmes difficultés d'interprétation; pour plusieurs anatomistes, c'est un faisceau polyarche; pour d'autres, un faisceau multipolaire; pour la plupart, ce système est formé par un nombre variable de faisceaux libériens et ligneux alternes.

Je me suis proposé, dans cette Note, d'établir l'équivalence des faisceaux dans l'ensemble des plantes vasculaires, en m'appuyant sur les résultats de nombreuses observations sur la structure des Cryptogames vasculaires.

Recherches sur les plantules des Conifères.

Le Botaniste, 3[e] série, p. 120-204, juin 1893, avec 6 planches.

Ce travail est divisé en trois Chapitres : le premier Chapitre est consacré aux Conifères *nversiovulées;* le second aux Conifères *rectiovulées;* le troisième Chapitre résume les rincipaux résultats de ces recherches.

Les espèces étudiées appartiennent aux genres *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Tsuga*, *Arau-aria* pour la première section; aux genres *Cupressus*, *Actinostrobus*, *Thuia*, *Biota* et *Taxus* pour la seconde.

La position des canaux sécréteurs ordinaires est précisée dans la plantule. Je signale ussi l'existence chez les Conifères de tubes sécréteurs que l'on n'y connaissait pas ncore.

Le temps me faisant défaut, pour fixer définitivement leur origine, je me borne à ecommander leur étude aux anatomistes. Chauveaud a reconnu depuis que ces tubes écréteurs sont formés de cellules allongées suivant l'axe et disposées en files.

Le Mémoire renferme des détails sur la nature des aiguilles chez les Pins, sur le ssu de transfusion et le tissu d'irrigation chez les Cupressinées.

On s'est préoccupé depuis longtemps de savoir quelle est la signification du nombre lus ou moins élevé des cotylédons chez les Gymnospermes, alors que ce nombre est si onstant chez les Dicotylédones et les Monocotylédones. J'ai examiné deux hypothèses n indiquant celle qui paraît devoir être acceptée. L'augmentation du nombre des otylédons peut provenir, soit de l'intercalation de phytons foliaires, soit de la division es phytons cotylédonaires existants.

Il est probable que l'augmentation du nombre des cotylédons est due à un phéno-mène de division; ce sont les plantules des *Araucaria* ou de genres anciens très voisins, deux larges cotylédons, qui ont donné naissance, en se découpant, aux cotylédons ombreux des *Pinus*.

CHAPITRE V.

PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE.

La physiologie végétale n'avait été, de ma part, l'objet d'aucune recherch originale jusqu'à une date très récente, celle de ma nomination à Pari en 1908.

Une observation, en apparence assez banale, allait être la cause première le point de départ d'une série d'expériences sur la synthèse chlorophyllienn le phototactisme, l'action de la lumière sur les pigments végétaux et les sub stances colorantes diverses, l'adaptation chromatique, etc.



Fig. 7. — Lignes dessinées par une algue, le *Chlorella vulgaris* sur les parois d'un flacon.

L'observation en question mérite d'être rapportée ici brièvement. Dans u grand flacon cylindrique, renfermant du liquide de Knop, une Algue verte ap partenant au genre *Chlorella* s'était développée. Je remarquai avec étonnement que cette Algue dont les cellules ont un diamètre de 3µ ou 4µ avait dessiné, en s multipliant, sur les parois verticales du flacon, des lignes d'une finesse, d'un

gularité et d'une perfection telles qu'on les aurait supposées tracées par un ssinateur exercé.

J'examinai, dans une Note préliminaire présentée à la Société botanique [1], s diverses explications ou hypothèses susceptibles de pouvoir expliquer ce rieux phénomène. « Il est probable, disais je, que le *Chlorella* est sensible non alement à l'intensité lumineuse, mais aussi à la nature des rayons », et joutais :

« Lorsqu'on analyse au spectroscope la lumière qui a traversé une solution chlorophylle, on constate qu'un certain nombre de rayons ont été absorbés r la chlorophylle : on admet que c'est seulement à l'endroit de ces bandes absorption que se produisent la fixation du carbone et le dégagement d'oxyne qui caractérisent la fonction chlorophylienne.

» *A priori*, on peut supposer que si nous projetons au moyen d'un prisme s divers rayons du spectre sur la cuve de culture renfermant le *Chlorella lgaris*, celui-ci ne se développera que derrière les rayons qui correspondent x bandes d'absorption, c'est-à-dire aux seuls endroits où il peut effectuer nutrition holophytique et prendre le carbone qui lui est nécessaire [2].

» Tel est le principe d'une nouvelle méthode qui pourrait donner des réltats bien supérieurs à la méthode des Bactéries d'Engelmann, si le *Chlorella*, âce à sa sensibilité spéciale, marquait ainsi, par un développement plus ondant, chaque bande d'absorption de la chlorophylle ».

Me voici donc entraîné, un peu malgré moi, à étudier, pour mon compte, le oblème de la *fonction chlorophyllienne*, mode de nutrition indispensable à la ipart des végétaux.

Fonction chlorophyllienne.

La fonction chlorophyllienne consiste, pour les plantes vertes, dans la opriété qu'elles possèdent de pouvoir, grâce à la chlorophylle, décomposer

---

[1] P. A. Dangeard : *Note sur les propriétés photographiques du Chlorella vulgaris* (*Bulletin de Société botanique de France,* 1909).

[2] Le liquide de Knop, employé dans la culture ne contient que des éléments minéraux. sa nposition est la suivante :

Nitrate de Ca	1g
Nitrate de K	0,25
Phosphate acide de K	0,25
Sulfate Mg	0,25
Phosphate de fer	traces
Eau distillée	1 litre

l'anhydride carbonique dont elles utilisent le carbone et laissent dégag l'oxygène.

Pour établir le rôle de chacune des radiations du spectre dans ce fonction, on a suivi jusqu'ici trois méthodes : 1° la méthode des écrans abs bants; 2° la méthode du spectre; 3° la méthode du microspectre.

Dans la méthode des écrans, on emploie deux cloches de verre à dou paroi : l'une renferme une solution de bichromate de potasse et ne lai passer que les radiations qui s'étendent du rouge au jaune; la secon renferme de l'oxyde de cuivre ammoniacal et donne passage au bleu, à l'ind et au violet.

On peut constater que les plantes vertes placées sous la première cloc assimilent avec une énergie beaucoup plus grande que celles qui sont recc vertes par la seconde cloche.

La méthode du spectre consiste à disposer des feuilles de bambou à l'in rieur d'éprouvettes remplies d'eau et renversées sur les cuves à mercure; tubes sont placés dans les diverses régions d'un spectre : l'oxygène résult de la décomposition de l'anhydride carbonique s'accumule à l'extrémité c éprouvettes; la quantité de ce gaz mesure l'activité de l'assimilation suivant diverses radiations.

Cette méthode ne donne de résultats que pour la région la moins réfrangi du spectre.

La troisième méthode utilise l'avidité que montrent certaines Bactéries p l'oxygène : un microspectre solaire étant projeté sur un filament d'Algue, Bactéries offrent un maximum d'accumulation dans le rouge et un second au plus petit dans la région bleue et violette.

En présence de ces méthodes variées, on pourrait croire que le problème se propose de déterminer la nature des rayons qui agissent dans la synth chlorophyllienne est résolu, et que tous les physiologistes sont d'accord à sujet.

Il n'en est rien; beaucoup fixent un maximum unique d'action, soit dans rouge orangé, soit même dans le jaune avec une décroissance progressive côté du violet; un plus grand nombre peut-être à la suite d'Engelmann adm tent un premier maximum dans le rouge orangé et un second maximum moi important du côté du violet; enfin, une autre école accorde à la partie la pl réfrangible du spectre une importance qui correspondrait tout à la fois à forte absorption du bleu par la xanthophylle et à l'intensité de l'action lu neuse sur la plaque photographique (Kohl, 1897, 1906).

La nouvelle méthode que j'apporte est destinée, semble-t-il, à fournir la sol

définitive : c'est la plante verte, elle-même, qui, par sa croissance, photo-
hiera et distinguera ainsi, parmi les nombreuses radiations qu'elle
it, celles qui lui sont nécessaires pour vivre et se développer norma-
ent.

renons une cuve de culture à faces parallèles renfermant du liquide nu-
f de Knop dans la composition duquel n'entre aucune trace de carbone
nique : si l'on ensemence cette cuve avec une Algue microscopique immo-
comme le *Chlorella vulgaris* et qu'on place cette cuve en face d'une
tre, on observe au bout de quinze jours ou trois semaines que les parois
osées à la lumière sont recouvertes par un enduit vert : c'est l'Algue qui
multipliée en empruntant son carbone à l'acide carbonique dissous dans
ı, sous l'action de la lumière.

vec cette même cuve, reprenons l'expérience, après avoir recouvert une
tié de la face antérieure d'un écran noir interceptant la lumière : on verra
e fois que l'enduit vert ne s'est produit que dans la moitié éclairée; der-
e l'écran, il n'existe aucune trace de développement. Car à l'ombre l'Algue
rouve dans l'impossibilité de prendre le carbone, la fonction chlorophyl-
ne ne s'exerce pas.

rojetons maintenant dans une troisième expérience un spectre bien pur
cette cuve : si toutes les radiations du spectre étaient également actives
s la synthèse chlorophyllienne, un enduit vert de même épaisseur partout
roduirait dans l'ensemble du spectre et le délimiterait nettement; si parmi
radiations, il existe des différences d'activité, la végétation de l'Algue
sentera ces mêmes différences; enfin, si un plus ou moins grand nombre de
radiations sont incapables d'assurer la fonction chlorophyllienne, leur place
indiquée par l'absence de tout développement, comme s'il s'agissait d'une
curité complète.

ais pour que le spectrogramme de croissance présente toute sa netteté, plu-
rs conditions sont nécessaires :

Il faut que l'organisme à étudier soit immobile et ne présente pas d'élé-
ts reproducteurs sous forme de zoospores ou de gamètes ciliés, autrement
hototactisme interviendrait et modifierait les résultats ;

Il est utile que cet organisme, ayant des cellules très petites, se développe
dans le liquide de Knop et forme des revêtements sur les parois des
es de culture : si cette dernière condition n'était pas remplie, il convien-
t de faire arriver le spectre sur le fond même des cuves ;

Il est nécessaire que le spectre agisse sur la culture avec une intensité
isante et pendant plusieurs semaines.

Dans l'application de cette méthode, j'ai commencé par m'assurer du deg
de sensibilité du *Chlorella* aux rayons lumineux par diverses expériences.

Je n'en citerai qu'une, parmi les plus démonstratives : un flacon est en
mencé avec le *Chlorella vulgaris* et exposé à la lumière; sur la face avant,

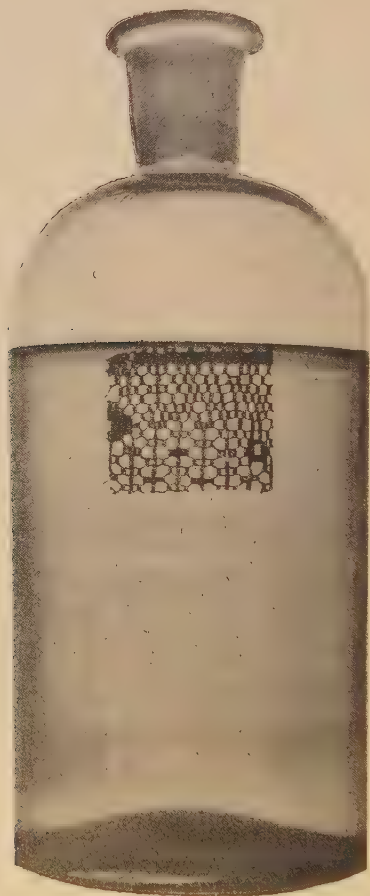


Fig. 8. Le *Chlorella vulgaris* par sa croissance a dessiné les mailles d'une dentelle qui servait d'écr
en haut, un fragment de cette dentelle a été placée après l'expérience pour servir de comparaison.

lumière est interceptée par une dentelle : au bout d'un mois ou deux, se
l'époque de l'année, on enlève la dentelle et l'on constate que toutes les mai
en ont été dessinées avec netteté; un fragment de cette dentelle, l'expérie
finie, a été collé sur le haut du flacon pour permettre de juger de la cor
pondance entre la photographie résultant de la croissance de l'Algue et la de
telle elle-même.

Je n'avais plus, ce premier point établi, qu'à faire construire les instruments ıveaux qui m'étaient nécessaires, afin de soumettre mes cultures aux erses radiations du spectre.

Ces instruments sont de deux sortes, selon que les radiations de longueur nde différentes sont obtenues en se servant de filtres ou par le moyen de smes.

I. Spectrogrammes de croissance obtenus par l'emploi de filtres.

La maison Calmels est dépositaire des écrans colorés, connus sous le nom de *ratten Light Filters* et dont la liste est assez longue. Parmi ceux-ci, il en iste un certain nombre qui peuvent être utilisés en physiologie spéciale; je gnale principalement les sept variétés de filtres monochromatiques qui trans- ettent respectivement les radiations comprises entre les longueurs d'onde ci- rès :

α. Extrême rouge à 650.
β. 660 à 610 (avec faible bande en λ 690).
γ. 680 à 590.
δ. 595 à 555 (avec faible bande en λ 700).
ε. 555 à 520.
ν. 520 à 465.
θ. 470 à 400.

Mon appareil se compose d'un châssis A renfermant neuf compartiments, rmi lesquels sept reçoivent respectivement les radiations fournies par la

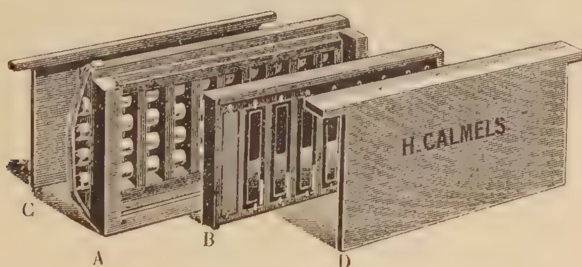


Fig. 9. — Spectrolabe pour la culture des algues.

rie des écrans monochromatiques du châssis B, alors que les deux autres stinés à servir de témoins sont, l'un éclairé par la radiation totale, alors que second est en pleine obscurité.

Trois modèles de cet appareil ont été construits : dans l'un, ce sont des

tubes de cultures disposés horizontalement qui reçoivent les radiations filtrées par les écrans; dans l'autre, les radiations sont reçues soit sur une cuve unique, ayant la largeur même de l'appareil; enfin, dans le troisième, il existe une cuve distincte, en face de chaque filtre.

Je reproduis ici les résultats de deux cultures faites avec les deux premiers modèles : on constate que l'algue ne s'est développée qu'en face les compartiments α et β qui comprennent les radiations allant de λ 610 à l'extrême rouge.

Toutes les autres régions du spectre restaient inactives : la sensibilité du *Chlorella* est telle qu'elle me permit de reconnaître un défaut du filtre *v* dans une série qui m'avait éte fournie : un léger développement de l'algue avait eu lieu en face de ce filtre ; examiné au spectroscope, je constatai, que par exception il laissait passer une certaine quantité de rayons oranges.

Ces observations ont été répétées avec diverses algues qui toutes ne se sont développées que dans la région de l'orangé et du rouge.

II. Ces expériences, pour prendre toute leur valeur, devaient être faites en employant un spectre pur.

J'ai employé d'une part un spectrographe à vision directe et d'autre part un spectrographe à prisme de quartz; ce dernier instrument a été construit à l'aide d'une subvention de la Société des amis de l'Université.

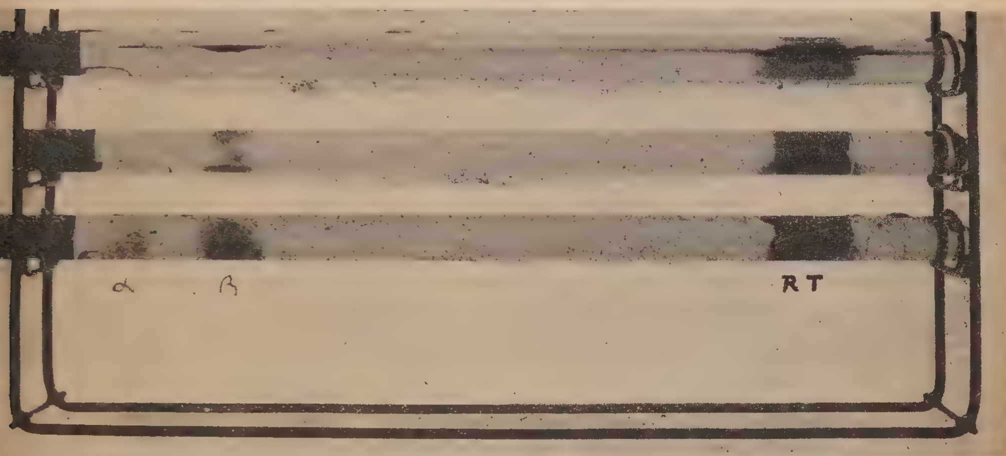


Fig. 10. — Culture du *Chlorella* devant le spectrolabo : le développement n'a lieu qu'en face les filtres α et β une faible croissance dans le violet est due à la mauvaise qualité du filtre.

Ces modèles ont été construits par la maison Pellin sur mes indications ; les cuves de culture qui reçoivent le spectre ont une graduation en millimètres.

Trois séries de culture ont été faites ; elles se rapportaient l'une au *Chlorella vulgaris* qui est une algue verte, la seconde à une Diatomée immobile l'*Achnantes minutissima*, la troisième à une Cyanophycée.

Les deux premières ont fourni des résultats identiques; je me borne à onner ici le spectrogramme de croissance de la Diatomée qui est vraiment emarquable.



g. 11. — Culture de *Chlorella* en tubes placés dans le spectrolabe : à droite, compartiment de la radiation totale avec développement abondant : à gauche, développement en α et β, rien ailleurs.



Fig. 12. — Culture de Diatomée devant un spectre : un champignon filamenteux a poussé au fond de la cuve.

La cuve renfermant les germes de cette Diatomée a été placée en expérience e 25 avril 1911 dans le spectrographe.

Huit jours après, on apercevait déjà une ligne verticale due à la croissance de

la Diatomée; cette ligne, beaucoup plus apparente quelques jours plus tard, se trouvait entre les divisions 70 et 73 de la cuve; cette position correspondait aux rayons de longueur d'onde λ 640-670 : ce sont ces mêmes rayons qui sont absorbés énergiquement, comme on le sait, par une solution de chlorophylle et forment la bande I du spectre d'absorption de cette substance.

Le 25 avril, c'est-à-dire 1 mois après le début de l'expérience, la cuve avait pris son aspect définitif que j'ai fixé par la photographie.

La bande de croissance qui correspond à la bande d'absorption I est nettement délimitée; la multiplication de la Diatomée a donc été abondante en ce point; des cuves témoins renfermant cette Diatomée et placées devant une fenêtre, à la lumière ordinaire, ne montraient qu'un développement sensiblement plus faible.

Ceci confirme donc, en ce qui concerne les Diatomées, ce que m'avait appris le spectogramme de croissance du *Chlorella vulgaris*, à savoir l'activité particulière dans la fonction chlorophyllienne des rayons de longueur d'onde 670-640.

Le spectrogramme ne montre aucune trace de croissance pour les rayons de longueur d'onde supérieurs à ceux-ci : mais une faible trace de végétation se montrait à droite de la bande I et jusqu'à une certaine distance : on pourrait même croire, à l'examen d'une des photographies, qu'il existe une faible accumulation correspondant à la bande II d'absorption.

La partie violette du spectre s'est montrée dans les conditions de l'expérience incapable d'assurer la synthèse chlorophyllienne.

Si ces résultats confirment mes recherches précédentes, ils sont en contradiction, comme on le sait, avec l'opinion ancienne d'Engelman et avec les idées exprimées récemment par Kohl et Stahl.

Une culture d'oscillaire, faite dans les mêmes conditions a donné des résultats un peu différents et signalés dans une Note à l'Académie des Sciences; outre la zone de croissance correspondant à la bande I d'absorption, il en existe une autre dans la région infrarouge.

A cette question de la synthèse chlorophyllienne se rattachent directement : A. L'action de la lumière sur les pigments végétaux; B. Le phototactisme des organismes végétaux mobiles; C. L'adaptation chromatique.

ACTION DE LA LUMIÈRE SUR LES PIGMENTS VÉGÉTAUX.

On sait qu'une solution de chlorophylle s'altère rapidement sous l'action de la lumière; mais le rôle des différentes radiations dans la production du phénomène n'a pas été établi, d'une façon nette, car les auteurs les plus

:ents se bornent à signaler l'action plus active de la moitié la moins réfran-
ɔle du spectre.

J'ai essayé de donner une plus grande précision à cette détermination.

Ma méthode est fort simple : une solution de chlorophylle dans l'alcool est :orporée à du collodion, puis étendue en couche mince sur une simple que de verre ; celle-ci est exposée ensuite à l'action d'un spectre très r, tel que ceux qui nous ont déjà servi dans des expériences précédentes.

Sous l'action de certains rayons, la chlorophylle se décolore, alors qu'elle te inaltérée partout ailleurs.

La plaque fournit ainsi un spectrogramme qui, au bout de plusieurs heures, lique, avec une précision absolue, quelles sont les radiations actives

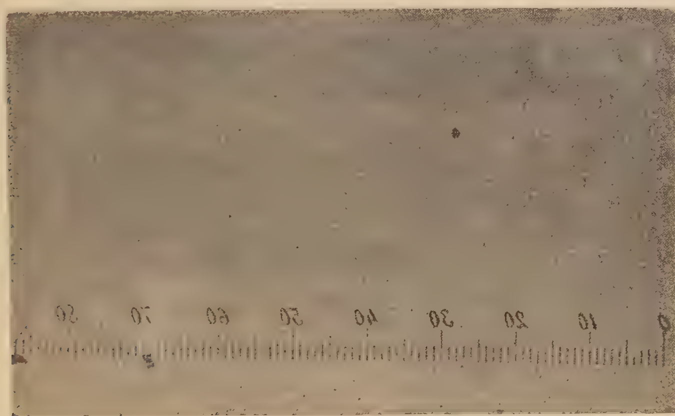


Fig. 13. — Spectrogramme de décoloration de la chlorophylle.

quelle est la différence d'action de ces radiations vis-à-vis de la chlorophylle. La décoloration s'est effectuée, tout d'abord et complètement, dans la partie correspond à la bande principale d'absorption de la chlorophylle et elle end ensuite progressivement dans la région voisine qui comprend les trois :es bandes d'absorption : la seconde moitié du spectre n'a montré jusqu'ici une action appréciable, bien que la plaque soit restée une huitaine de jours mise à l'action du spectre.

a conclusion est importante ; elle montre que le spectrogramme de décolo- on de la chlorophylle correspond au spectrogramme de croissance d'une ite ; la correspondance entre le spectrogramme de croissance de la Diatomée

et le spectrogramme de décoloration ci-contre serait absolue, si les deux expériences avaiènt eu lieu avec le même appareil.

La xanthophylle a été étudiée avec la même méthode.

Wiesner après avoir isolé la xanthophylle suivant le procédé de Krauss, agitant un extrait alcoolique de chlorophylle, avec de la benzine ou du sulfure de carbone, a cherché quels étaient les rayons qui étaient susceptibles de décolorer cette xanthophylle [1] : il a trouvé que ce sont les rayons bleus violets ultraviolets qui agissent le plus énergiquement dans cette décoloration ; mais il est bon de remarquer que Wiesner employait des écrans formés soit par une solution d'oxyde de cuivre ammoniacal, soit par une solution de chlorophylle, etc. Ce procédé n'échappe pas aux critiques qui s'adressent à l'emploi des écrans, étant donné surtout que ceux-ci sont souvent très imparfaits : il ne comporte donc aucune précision.

J'ai fait diverses expériences en vue d'obtenir le spectre de décoloration de la xanthophylle.

Pour cela j'ai choisi des feuilles étiolées de Barbe de Capucin; le pigment jaune a été extrait par l'alcool chaud : il montrait les trois bandes d'absorption suivantes

Bande I......................	$\lambda = 480\text{-}470$
Bande II......................	$\lambda = 460\text{-}440$
Bande III......................	$\lambda = 430\text{-}400$

ces chiffres correspondent presque exactement à ceux qui ont été fournis en 1[illegible] par Tschirch pour la xanthocarotine :

Bande I......................	$\lambda = 487\text{-}470$
Bande II......................	$\lambda = 457\text{-}439$
Bande III......................	$\lambda = 429\text{-}417$

Sous grande épaisseur, les trois bandes du pigment jaune utilisé dans mon expérience confluaient, et en même temps l'absorption s'étendait notablement du côté des rayons les moins réfrangibles ; on distinguait alors en outre une faible bande en λ 670, indiquant des traces légères de chlorophylle ordinaire.

D'ailleurs, j'ai réussi à obtenir cette étioline ou variété de xanthophylle en beaux sphéro-cristaux : c'est le pigment obtenu dans ces conditions qui a servi à préparer la plaque ou le spectrogramme de décoloration : l'expérience a commencé le 21 janvier dernier : 6 jours après, on apercevait une légère décolo[illegible]

---

[1] Weisner, *Poggendorff Annalen der Physik und Chemie,* t. CLIII, 1874.

on entre λ 490 et λ 460 ; plus tard la décoloration s'est étendue d'un côté qu'à λ 520 et jusqu'à λ 420 (date du 4 février 1911) ; la bande principale a chlorophylle se trouvait aussi indiquée par une ligne étroite décolorée.

En résumé, le spectrogramme de décoloration de la xanthophylle correspond eu près exactement à son spectre d'absorption, comme pour la chlorophylle.

l y a là toute une série de recherches à faire sur la chlorophylle des divers anismes, à tous les degrés de l'échelle végétale et aussi sur les pigments de leurs variées qui se trouvent mélangés à cette chlorophylle.

'ai étudié de la même manière plusieurs pigments végétaux, tels que la phyyanine, la bactériopurpurine, etc.

'ai commencé également des recherches sur diverses substances colorantes, nine, pinachrome, pinaverdol : les conclusions promettent d'être intéressantes.

PHOTOTACTISME.

Je devais naturellement songer à utiliser mes spectrographes pour l'étude si chante du phototactisme : la moisson a été abondante, je me bornerai ici ignaler les principales conclusions.

Les organismes mobiles placés dans une cuve soumise à l'action du spectre, nt se fixer en des endroits déterminés du spectre, toujours les mêmes, pour e espèce donnée constituant ainsi un spectrogramme de fixation ; ces spectrogrammes varient avec les espèces et les groupes.

Telle est la conclusion générale qui ressort de mes recherches. Il me reste à liquer les principaux cas observés :

1° Spectrogramme des Sulfuraires. J'ai étudié une dizaine d'espèces : le diatre des plus petites est inférieure à 1µ sur une longueur de 2µ ou 3µ. Toutes espèces ont donné le même spectrogramme de fixation.

Les Sulfuraires, en se fixant sur la paroi avant de la cuve soumise aux radians du spectre dessinent deux lignes rouges α et β ; celle-ci plus large se double elle-même en deux autres. La position de ces lignes est fixe pour un ectrographe donné, elles correspondent à un maximum dans l'énergie fixace des radiations rouges et infrarouges, vis-à-vis des Sulfuraires ; la ligne α située vers λ 780-790 ; la ligne β vers λ 820-840.

La sensibilité de ces organismes aux radiations est telle que dans la zone ive, les lignes de la graduation qui ont arrêté les radiations sont reproduites blanc sur le fond rouge résultant de la fixation des Bactéries ; on a ainsi moyen de rechercher la limite de la distribution des individus dans le ectre.

Je reproduis ici le même spectrogramme de fixation vu de face et vu de profi

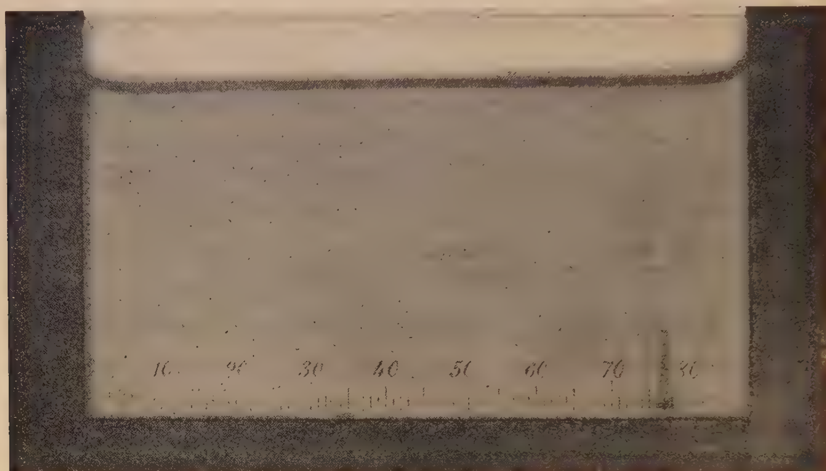


Fig. 14. — Spectrogramme de Sulfuraire (*Chromatium*), vu de face.

ce dernier, examiné à la loupe, montre les lignes de la graduation, derriè lesquelles la Sulfuraire n'a pas été fixée, reproduites en blanc.

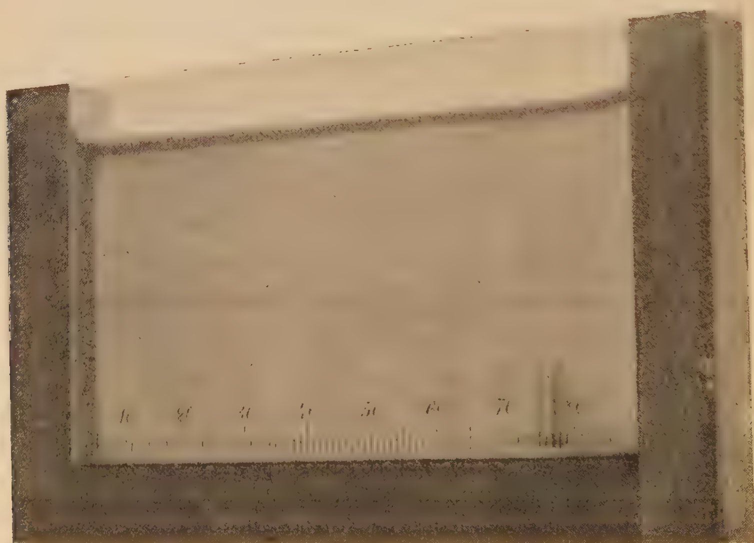


Fig. 15. — Le même spectrogramme vu de profil.

2° Spectrogrammes des Oscillaires. Les Oscillaires sont des algues bleu constituées par des filaments mobiles de diamètre variable.

J'ai constaté ici que les spectrogrammes de fixation varient avec les espèces
i ont par conséquent un caractère spécifique. La fixation se fait dans la portion
ı moins réfrangible du spectre dans la région du jaune, de l'orangé et du rouge :
ı limite de ce dernier côté est toujours fort nette et la même, dans une espèce
onnée.



Fig. 16. — Spectogramme d'Oscillaire montrant trois bandes très nettes.

Je me borne ici à en reproduire deux obtenus avec des appareils différents :
J'ai obtenu le spectrogramme de fixation pour six ou sept espèces différentes,
n déterminant les longueurs d'onde entre lesquelles ce spectrogramme est

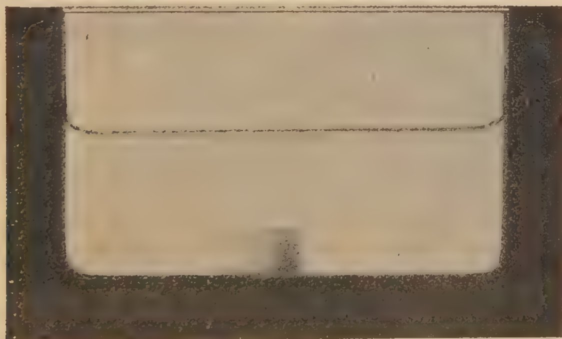


Fig. 17. — Spectrogramme d'*Euglena viridis.*

ompris : celui que je donne ici est remarquable en ce sens que l'algue mobile
st venue, en se fixant, dessiner trois bandes assez nettes.

Ces bandes correspondent, ainsi que j'ai pu m'en assurer, à la position même
es bandes d'absorption du pigment assimilateur de cette Oscillaire.

Ces Oscillaires dans leurs mouvements sont donc arrêtées et fixées dans la

position la plus favorable pour l'utilisation de l'énergie des radiations utiles d[u] spectre.

On pouvait espérer que le spectrogramme de fixation des algues vert[es] mobiles, telles que les *Euglena*, les *Phacus*, les *Trachelomonas*, offrirait le[s] mêmes caractères généraux que ceux des Sulfuraires, puisqu'elles ont san[s] doute à utiliser les mêmes radiations.

Les expériences faites n'ont pas confirmé les prévisions ; tandis que pour le[s] Oscillaires ce sont les radiations rouges qui sont les plus actives dans la fixa[-] tion de l'algue, chez l'*Euglena viridis*, la limite de la fixation du côté du roug[e] est au voisinage de λ 500 : la ligne verticale, indiquée sur la photograph[ie] indique la raie D.

La fixation des *Chlamydomonas* s'étend un peu plus loin vers λ 570.

Je possède un certain nombre d'observations encore inédites qui permettron[t] peut-être de résoudre cette difficulté.

En utilisant la méthode des filtres, j'ai remarqué que les espèces de *Chlamy-domonas*, récoltées dans les parties peu éclairées étaient retenues et fixées pa[r] les radiations rouges : les espèces qui se trouvaient dans les mares exposées e[n] plein soleil fuyaient ces mêmes radiations et se fixaient dans le vert et dans l[e] bleu violet. Commes ces espèces, ainsi que les Euglènes vivent ordinairemen[t] dans des milieux riches en matière organique, on peut supposer qu'une tro[p] grande quantité de radiations rouges, amenant une synthèse trop rapide de[s] hydrates de carbone, détruirait l'équilibre ; les espèces par leurs déplacement[s] pourraient doser elles-mêmes la quantité d'énergie qui leur est nécessaire.

ADAPTATION CHROMATIQUE.

Il ne me reste plus qu'à dire un mot du phénomène si curieux et encore peu connu de l'adaptation chromatique.

Engelmann a désigné sous le nom *d'adaptation chromatique complémentaire* la propriété que possèdent certains organismes de prendre la couleur complé-mentaire des rayons qu'ils reçoivent.

Le phénomène a été étudié par Gaidukov sur l'*Oscillaria sancta* et l'*O. calde-riorum* au moyen d'écrans colorés et plus récemment en 1906 sur le *Phormidium tenue* et le *Porphyra laciniata* à l'aide d'un spectre et de la lumière électrique.

L'*Oscill ria sanct* est de couleur violette : au bout de 2 mois elle était devenue verte à la lumière rouge, bleu vert à la lumière jaune, rouge à la lumière verte, brun jaune à la lumière bleue : on observait une foule de tran-sitions entre ces diverses nuances.

L'emploi du spectre fourni par la lumière électrique réduit considérablement

ı durée de l'expérience : en quelques heures, la plaque de *Phormidium tenue* le teinte vert bleu au début prenait la coloration jaune et jaune brun depuis e vert jusqu'au violet : elle restait bleu vert dans les rayons rouges et jaunes. nversement le *Porphyra*, rouge au début, devenait vert dans le rouge et le aune et restait rouge partout ailleurs.

On est assez peu d'accord parmi les biologistes sur l'interprétation et la ortée de ces expériences ; aussi ai-je essayé de reprendre ce problème en tilisant le spectrographe construit sur mes indications par la maison Pellin, ràce à une subvention de la Société des Amis de l'Université de Paris.

L'expérience a porté sur le *Lyngbia versicolor* qui possède normalement une elle couleur jaune.

L'adaptation chromatique chez cette algue peut-être ainsi comprise. La teinte aune d'or de l'algue se conserve dans toute la partie inactive du spectre au point e vue croissance : la coloration de l'algue devient verte sous l'influence des ayons qui s'étendent depuis le jaune jusqu'à la limite de l'infrarouge ; les ayons qui sont actifs dans la synthèse chlororophyllienne sont aussi ceux qui éterminent le changement de coloration de l'algue.

En résumé, j'ai mis à profit pour l'étude de la fonction chlorophyllienne la ropriété qu'offrent certaines algues d'être assez sensibles aux différentes radia-ions lumineuses pour dessiner elles-mêmes sur la paroi des cuves ou des tubes le culture qui les renferment des spectrogrammes qui donnent des renseigne-nents précis sur la façon dont ces algues se comportent en présence des diverses adiations.

J'ai obtenu ainsi plusieurs sortes de spectrogrammes ;

Les organismes mobiles (*Euglena*, *Chlamydomonas*, *Oscillaires*, etc.) m'ont ourni, grâce à l'enduit qu'ils ont formé sur la paroi antérieure ou postérieure elon les cas des vases de culture, des *spectrogrammes de fixation*.

Des *spectrogrammes de croissance* ont été dessinés par les organismes immo-iles. (*Chlorella*, *Phormidium*, *Achnanthes*, etc.).

D'autre part, en faisant agir les diverses radiations sur les substances colo-antes et les pigments végétaux, j'ai obtenu des *spectrogrammes de décoloration*.

Enfin, les photographies des bandes d'absorption de ces substances et de ces igments constituent des *spectrogrammes d'absorption*. On peut y joindre les *pectrogrammes d'adaptation chromatique*.

Ces divers spectrogrammes se complètent les uns les autres et leur compa-aison permet de se rendre compte de la façon dont les algues utilisent, pour se évelopper, les radiations qui leur sont offertes dans la nature.

LISTE DES PUBLICATIONS EN PHYSIOLOGIE.

Note sur les propriétés photographiques du *Chlorella vulgaris* (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1909, p. 368-370).

Le genre *Chlorella* et la fonction chlorophylienne (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1909, p. 503-508).

Sur les propriétés photographiques du *Chlorella vulgaris* (*C. R.*, 8 novembre 1909, p. 797-799).

Les spectrogrammes en physiologie végétale (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1910, p. 91-93).

Note sur un nouvel appareil de démonstration en physiologie végétale (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1910, p. 116-121).

Phototactisme, assimilation, phénomènes de croissance (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1910, p. 315-319).

L'action de la lumière sur la chlorophylle (*C. R.*, 27 décembre 1910, p. 1386-1388).

Sur la détermination des rayons actifs dans la synthèse chlorophyllienne (*C. R.*, 30 janvier 1911, p. 277-279).

La décoloration de la xanthophylle (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1911, p. 158-160).

Sur les conditions de l'assimilation chlorophyllienne chez les Cyanophycées (*C. R.*, 3 avril 1911, p. 967-969).

Le spectrogramme de croissance d'une diatomée (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1911, p. 373-376).

Sur l'adaptation chromatique complémentaire chez les végétaux (*C. R.*, 24 juillet 1911, p. 293-294).

Sur les Sulfuraires (*C. R.*, 13 novembre 1911, p. 963-964).

CHAPITRE VI.

SYSTÉMATIQUE.

Au cours de mes recherches, j'ai eu l'occasion de rencontrer et de décrire 1 assez grand nombre de genres nouveaux et d'espèces nouvelles : la plupart it déjà pris place dans les Ouvrages généraux :

Saccardo, *Sylloge Fungorum.*
Engler et Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.
De Toni, *Sylloge Algarum.*
Lemmermann, *Kryptogamenflora der Mark Brandenburg*, Algen, etc.

ENRES NOUVEAUX ET ESPÈCES NOUVELLES DÉCRITES PAR M. DANGEARD.

Rhizopodes.

1886. Vampyrella euglenæ.
1886. Vampyrella Kleini.
1886. Heterophrys dispersa.
1891. Nuclearia minima.
1891. Gymnophrydium hyalinum.
1891. Ciliophrys marina.
1908. Lecythodites paradoxus.
1910. Amœba punctata.
1910. Amœba Chattoni.
1910. Amœba paradoxa.
1910. Pelomyxa vorax.
1910. Labyrinthula Zopfii.
1910. Lecythina stercorea.

Acinétiens.

1890. Trichophrya angulata.

Flagellés.

1889. Anisonema viridis = Vacuolaria virescens Cienk.
1891. Antlea Closterii.
1891. Endomonadina concentrica.

1891. Minutularia elliptica.
1910. Salpingœca minor.
1910. Spongomonas minima.

Acrasiées.

1896. Sappinia pedata.

Chytridinées.

1886. Sphærita endogena.
1886. Chytridium heliomorphe.
1886. Rhizidium Schenckii.
1886. Rhizidium euglenæ.
1887. Chytridium Braunii.
1887. Chytridium zoophtorum.
1888. Chytridium echinatum.
1888. Chytridium Brebissoni.
1888. Chytridium simplex.
1888. Chytridium elodeæ.
1888. Olpidium sphœritæ.
1888. Rhizidium euglenæ.
1888. Rhizidium catenatum.
1888. Micromyces zygogonii.
1891. Olpidium aggregatum.
1891. Chytridium asymetricum
1896. Chytridium simulans.
1896. Olpidium euglenæ.
1896. Pseudosphœrita euglenæ.
1896. Nucleophaga amœba.
1903. Rhabdium acutum.
1911. Rhizophagus populinus.
1911. Mitochytridium ramosum.

Ancylistées.

1886. Pythium dichotomum.

Ustilaginées.

1891. Entyloma glaucii.

Protascées.

1903. Protascus subuliformis.

Ascomycètes.

1887. Pleospora salicorniæ.
1907. Saccharomyces anguillulæ.
1907. Penicillium vermiculatum.
1907. Monascus Barkeri.
1907. Ascobolus mirabilis.
1907. Podospora hirsuta.

Champignon de place indécise.

1900. Rhizoblepharis amœbæ.

Cryptomonadinées.

1892. Cryptomonas marina.

Tétrasporées.

1889. Schrammia barbata.

Polyblepharidées.

1888. Polyblepharides singularis.
1910. Stephanoptera Fabreæ.

Pleurococcacées.

1889. Hariotina reticulata.
1889. Plascosphæra opaca.

Euglénées.

1902. Euglena geniculata, vté terricola.
1902. Euglena proxima.
1902. Euglena splendens.
1902. Euglena polymorpha.
1902. Euglena flava.
1902. Euglena sociabilis.
1902. Phacus clavata.
1902. Trachelomonas intermedia.

Chlamydomonadinées.

1888. Cercidium elongatum.
1888. Chlamydomonas Reinhardti.
1888. Chlamydomonas Morieri.

1888. Pithiscus Klebsii.
1889. Corbierea vulgaris.
1891. Corbierea (Chlamydomonas) Kuteinikowi.
1899. Chlamydomonas variabilis.
1899. Chlamydomonas Dilli.
1899. Chlamydomonas ovata.
1899. Lobomonas Francei.

Stichococcacées.

1911. Heterogonium salinum.

Bactériacées.

1891. Bacillus closterii.
1891. Eubacillus multisporus.
1902. Caryococcus hypertrophicus.
1909. Bacillus virescens.

48780 Paris. — Imprimerie Gauthier-Villars, quai des Grands-Augustins, 55.